

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

M. VEILLET-BARTOSZEWSKA

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES EMBRYOGÉNIQUES SUR LES ERI-
CALES. COMPARAISON AVEC LES PRIMULES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

1963

, devant la Commission d'examen.

MM. EICHHORN..... *Président.*

de CUGNAC.....
CHADEFAUD... } *Examineurs.*

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1963

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ES-SCIENCES NATURELLES

PAR

M. VEILLET-BARTOSZEWSKA

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES EMBRYOGÉNIQUES SUR LES ERI-
CALES. COMPARAISON AVEC LES PRIMULES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le , devant la Commission d'examen.

MM. EICHHORN.....	<i>Président.</i>
de CUGNAC.....	<i>Examineurs.</i>
CHADEFAUD...	

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

1963



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. ZAMANSKY

Professeurs :

G. JULIA	T	Anal. sup. et alg. sup.	CHOUARD	T	Physiologie végétale.
DE BROGLIE...	T	Théories physiques.	MALAVARD ..	T	Aviation (Tech. aéronaut.)
PRENANT	T	Anat. et histol. comparées.	BRELOT	T	Calcul différentiel et intég.
GRASSÉ.....	T	Evol. des êtres organisés.	NORMANT	T	Synthèse organique gén.
PRÉVOST	T	Chimie organique.	BENARD	T	Chimie minérale.
CHAUDRON ..	T	Chimie appliquée.	BUYAT.....	T	Botanique (E.N.S.)
WYART.....	T	Minéralogie et cristallogr.	DUGUÉ.....	T	Statist. mathématiques.
TEISSIER....	T	Zoologie.	SOULAIRAC ..	T	Psychophysiologie.
MANGENOT..	T	Biologie vég. (Orsay).	ULRICH.....	T	Physiol. végét.
AUGER.....	T	Phys. quant. et relativité.	MARÉCHAL...	T	Optique théor. et appl.
MONNIER	T	Physiol. générale.	KIRRMANN ..	T	Théories chimiques.
PIVETEAU ...	T	Paléontologie.	CHADEFAUD ..	T	Botanique.
ROCARD	T	Physique (E.N.S.).	M ^{lle} LE BRETON	T	Physiologie de la nutrit.
CARTAN	T	Mathématiques (E.N.S.).	SALEM.....	T	Mathémat. générales.
LAFFITTE ...	T	Chimie générale.	LELONG.....	T	Appl. de l'analyse à la géométrie.
FAVARD.....	T	Géométrie supérieure.	DEVILLERS ..	T	Anatom. et histol. comp.
COULOMB ...	T	Physique du Globe.	EHRESMANN ..	T	Topologie algébrique.
M ^{lle} COUSIN ..	T	Biolog. animale (S.P.C.N.)	FRANCON.....	T	Physique (S.P.C.N.).
CHRÉTIEN ...	T	Chimie minérale.	GLANGEAUD ..	T	Géogr. phys. et géol. dyn.
DRACH.....	T	Zoologie.	GODEMENT ..	T	Mathématiques (M.P.C.).
KASTLER....	T	Physique (E.N.S.).	PISOT.....	T	Tech. mathém. de la phys.
EPHROSSI ..	T	Génétique.	ROCH.....	T	Géologie.
RIVÈRE.....	T	Géologie SPCN et sédim.	SCHATZMAN ..	T	Astrophysique.
GAUTHIERET.	T	Biologie végétale (P.C.B.).	TERMIER.....	T	Paléontol. stratigraph.
R. LUCAS ...	T	Recherches physiques.	ZAMANSKY....	T	Mathémat. générales.
A. THOMAS ..	T	Biologie cellulaire.	LENNUIER ...	T	Physique (M.G.P.).
ARNULF.....	T	Optique appliquée.	RIZET.....	T	Génétique (Orsay).
MORAND	T	Physique enseignement	ROUTHIER ...	T	Géologie appliquée.
SOLEILLET ..	T	Physique (P.C.B.).	M ^{me} TONNELAT	T	Physique théorique.
FORTIER	T	Mécan. expér. des fluides.	DIXMIE.....	T	Mathématiques (M.P.C.).
DANJON.....	T	Astronomie.	SOUCHAY	T	Chimie générale.
PETIT.....	T	Biologie maritime.	AIGRAIN.....	T	Electrotech. générale.
QUENEY.....	T	Météorol. et dyn. atmosph.	BRUSSET....	T	Chimie systématique.
GALLIEN	T	Embryologie.	M. LÉVY	T	Physique théorique des Hautes Energies (Orsay)
EICHORN ...	T	Botanique.	M ^{me} CHAIX....	T	Chimie biologique.
DE CUGNAC ..	T	Biologie végét. (S.P.C.N.).	M ^{me} HUREL-PY	T	Biologie végétale (P.C.B.).
M ^{lle} CAUCHOIS	T	Chimie physique.	PIAUX.....	T	Chimie (M.P.C.).
THELIER....	T	Physique du globe.	BRUN.....	T	Mécan. théor. des fluides.
L'HERITIER..	T	Biolog. gén. (Orsay.)	LEDERER....	T	Chimie biologique.
GRIVET.....	T	Radioélectricité (Orsay).	M ^{me} DUBREIL ..	T	Mathémat. (Agrég.).
PONCIN.....	T	Mécanique générale.	M ^{me} LELONG ..	T	Mathémat. (E.N.S.).
DUBREIL....	T	Arith. et théor. des nombr.	BELLAIR	T	Géologie (S.P.C.N.).
QUELET.....	T	Chimie organique.	COTTE.....	T	Physique électricité.
CAGNIARD...T	T	Géophysique appliquée.	J. E. DUBOIS	T	Chimie organique.
CHAMPETIER.	T	Chimie macromoléculaire.	LAMOTTE....	T	Zoologie (E.N.S.).
CUVILLIER ..	T	Micropaléontologie.	A. MICHEL...	T	Chimie minérale (Orsay).
JUNG.....	T	Pétrographie.	OLMER.....	T	Energétique générale.
TRILLAT....	T	Microscop. et diff. élect.	ROUAULT ...	T	Electricité (Orsay)
WIEMANN....	T	Chimie organ. et struct.	GAUTHIER....	T	Mécanique appliquée.
JACQUINOT ..	T	Spectroscopie et physique céleste (Orsay).	BARCHEWITZ.	T	Chimie physique.
VASSY.....	T	Phys. de l'atmosphère.	BROSSEL....	T	Physique atomique.
DESTOUCHES	T	Théories physiques.	BUSER.....	T	Physiologie comparée.
AMIEL.....	T	Chimie générale.	CAMUS.....	T	Physiolog. végét. (BMPV).
HOCART.....	T	Minéralogie et cristallogr.	CASTAING....	T	Physique (Orsay).
J.-P. MATHIEU	T	Physique (optique).	CURIEN.....	T	Minéral. et cristall.
COUTEAUX ...	T	Biolog. animale (P.C.B.).	MOYSE.....	T	Physiol. végét. (Orsay).
MAY.....	T	Zoologie (Orsay).	NOÏROT.....	T	Evol. des êtres organisés.
CHOQUET....	T	Théor. des fonct. et topol.	PANNETIER..	T	Chimie générale (Orsay).
FELDMANN ..	T	Biologie végét. marine (P.C.B.).	POSSOMPE ..	T	Zoologie.
GUINIER....	T	Phys. des solides (Orsay)	PULLMANN ..	T	Chimie théorique.
JOST.....	T	Physiologie comparée.	TEILLAC....	T	Phys. nucl. et rad. activit.
FORTET.....	T	Calcul des probabilités et physique mathémat.	TONNELAT...	T	Biologie physico chim.
SCHWARTZ ...	T	Calcul. diff. et intégral.	VILLE.....	T	Econométrie.
			WILLEMART..	T	Chimie (P.C.B.).

DODE	T	Chimie (Orsay).	STOLKOWSKI..	Physiologie générale.
FREYMANN ...	T	Recherches physiques.	ACHER	Chimie biol. (Orsay).
GUINOCHET ..	T	Biolog. vég. SPCN (Orsay).	BAUDOIN.....	Biologie animale P.C.B.
ROLLET.....	T	Chimie (P.C.B.).	BEAUMONT ...	Biologie animale S.P.C.N.
Mlle JOSIEN... T		Chimie (S.P.C.N.).	BLAMONT T	Géophysique ionosphère.
CHEVALLEY... T		Géom. alg. et théor. d. gr.	BOURREAU....	Botanique.
ARNOULT T		Electronique (Orsay).	D. CURIE	Physique (M.G.P.).
CHAPELLE.... T		Physique (Orsay).	DURAND-DELGA	Géologie.
DELANGE T		Mathémat. (Orsay).	FRÉON..... T	Chimie organ. (Orsay).
DENY	T	Chiméat. gén. (Orsay).	HELLER	Physiologie végétale.
GERMAIN..... T		Mécan. théor. des fluides.	TORTRAT.....	Calcul des probabilités.
G. LUCAS	T	Géologie.	CAILLEUX ...	Géologie (S.P.C.N.).
ALLARD	T	Chimie physique.	MAGNAN T	Physique (S.P.C.N.).
BERTHELOT .. T		Phys. fondam. des htes énergies (Orsay).	DAUDEL	Mécan. ondul. appliquée à la chim. théor. et à la phys. nucléaire.
BRICART..... T		Météorologie et phys. de l'atmosphère.		Biol. végét. (S.P.C.N.).
M ^{me} ALBE-			M ^{lle} FOURCROY	
FESSARD .	T	Psychophysiologie.	M ^{me} CHOQUET-	
FRIEDEL T		Phys. des solides (Orsay).	BRUHAT ...	T Mécan. anal. et mécan. cél.
M. JULIA	T	Etudes des moléculaires natur. complexes.	M ^{lle} VEIL.....	Physiologie générale.
LENDER T		Biol. animale (SPCN) (Ors.)	LWOFF	T Microbiologie.
MAGAT	T	Physico-chimie des radio-éléments.	SIESTRUNCK ..	T Mécan. phys. et expérim.
M ^{lle} QUINTIN	T	Electrochimie.	LACOMBE T	T Métall. des métaux nuclé.
MONOD..... T		Chimie du métabolisme.	BROCHARD ...	T Physique P.C.B. (Orsay).
BENOIT	T	Physiol. anim. (Orsay).	CABANNES T	T Mécanique générale.
DE POSSEL ... T		Analyse numérique.	LESEUR	T Mathém. M.P.C. (Orsay).
CHARLOT..... T		Chimie analytique.	MAZET..... T	T Mécaniq. générale (Orsay).
HAISSINSKY . T		Radiochimie.	CAIRE	Géographie phys. et géol. dynamique.
LEMÉE	T	Physiol. vég. BMPV (Ors.).	COMOLET T	T Mécanique des fluides.
GUÉRIN..... T		Chimie M.P.C. (Orsay).	CORABEUF... T	Physiologie animale.
M. CHATELET . T		Chimie (P.C.B.).	DELLOUE	Physique de l'exosphère.
JEAN	T	Physique nuclé. (Orsay).	GGRENFLOT... T	Botanique II (Orsay).
MATTLER T		Physique S.P.C.N.	HOULLON ...	Biologie animale P.C.B.
Louis MICHEL		Phys. théorique des Haut. énergies (Orsay).	J. JULLIEN... T	Chimie P.C.B.
BERGERARD... T		Zoologie (Orsay).	MALGRANGE..	Tech. math. de la physiq.
BERTEIN T		Electronique (Orsay).	OLIVIER	Anthropologie.
BOUSSIÈRES ..		Chim. des radioélémt. (Ors.)	NOZERAN..... T	T Botanique II (Orsay).
M ^{me} COUTURE. T		Therm. et mécan. phys.	BLANC-	
ELLENBERGER. T		Géologie appliq. s. le terr.	LAPIERRE..	Physique E.N.S. (Orsay).
FRANC.....		Biol. animale (P.C.B.).	CHEVAUGEON. T	Botanique (Orsay).
SCHNELL.....		Botan. tropicale (Orsay).	KAHANE	T Mathématiques (Orsay).
			SAMUEL..... T	T Mathémat. (E.S.N. fém.).
			KOURGANOFF. T	Astronomie (Orsay).
			THIRY..... T	T Mécanique céleste.

Secrétaire général R. POULLAIN



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES EMBRYOGÉNIQUES

SUR LES ERICALES

COMPARAISON AVEC LES PRIMULALES

par Mme **M. VEILLET-BARTOSZEWSKA**

RÉSUMÉ

Etude précise du mode de développement de l'embryon dans les six familles qui constituent habituellement l'ordre des Ericales : Ericacées, Pyrolacées, Empétracées, Epacridacées, Cléthracées et Diapensiacées.

Des affinités très étroites sont mises en évidence entre les quatre premières de ces familles (Ericales sensu-stricto) qui se rattachent à des types embryonomiques extrêmement voisins et présentent de nombreux autres caractères embryologiques communs : ovule ténu-nucellé et unitegminé, « assise-jaquette » bordant le sac embryonnaire, albumen cellulaire avec ses quatre premières cellules alignées, haustoriums micropylaire et chalazien provenant de l'albumen...

Les Cléthracées se distinguent nettement des quatre familles précédentes par leur type embryonomique mais doivent être maintenues dans l'alliance des Ericales d'après toutes les autres données de l'embryologie. Leur mode de développement embryonnaire indique une certaine parenté avec les Actinidiacées qui formeraient peut-être un terme de passage entre les Bicornes et les Théacées.

Les Diapensiacées sont très éloignées, tant des Cléthracées que des Ericales s. str., d'après leur type embryonomique comme d'après l'ensemble de leurs structures embryologiques. Rien n'autorisant leur classement dans une autre alliance déjà définie, il y a lieu de placer cette petite famille dans un ordre distinct, celui des Diapensiales.

Le mode de développement de l'embryon chez les Ericales s. str. obéit aux mêmes lois que chez les Primulacées. Ces dernières diffèrent cependant des Ericales par plusieurs autres caractères embryologiques (ovule bitegminé, albumen nucléaire, absence d'haustoriums...) ; on ne peut donc pas expliquer cette similitude de type embryonomique par une filiation directe entre ces deux groupes de Gamopétales, mais plutôt par une ascendance commune ou par un phénomène de convergence.

AVANT-PROPOS

Depuis plus d'un siècle, bien des auteurs ont entrepris des recherches sur l'appareil reproducteur femelle et la formation de la graine chez les plantes supérieures. Dans de nombreuses espèces appartenant à des groupes végétaux très divers, ils ont ainsi étudié, tantôt la formation du sac embryonnaire et la fécondation, tantôt le développement de l'albumen ou le mode de construction de l'embryon. Ces travaux ont permis d'établir des données fondamentales et de portée très générale sur l'origine et la nature de telle ou telle partie de la graine. Les observations ont été faites le plus souvent sur les espèces qui s'y prêtaient le mieux, sans souci de leurs liens de parenté. Certains chercheurs, cependant, se sont adressés à de nombreux représentants d'une même famille, découvrant ainsi de nouveaux critères taxinomiques et apportant une importante contribution aux études phylogénétiques.

L'alliance des Ericales, dont la délimitation et la division en familles et en tribus a donné lieu à maintes controverses, n'a, jusqu'à ces dernières années, fait l'objet que de travaux incomplets dans le domaine de l'embryologie et plus spécialement de l'embryogénie ; c'est pourquoi nous avons étudié le mode de développement de l'embryon chez un grand nombre de représentants de cet ordre, dans la mesure où nous avons pu nous procurer le matériel nécessaire. Nous avons ensuite étendu nos recherches aux Primulales, en raison de la parenté embryonomique très remarquable qui existe entre ces deux ordres de Gamopétales.

Le sujet de cette étude nous a été proposé par M. R. SOUÈGES, Membre de l'Institut, qui nous a, lui-même, patiemment initiée aux techniques et aux méthodes embryogéniques, nous a aidée de ses conseils judicieux et nous a prodigué ses encouragements ; qu'il trouve ici l'expression de notre respectueuse reconnaissance. Nos remerciements vont également à M. le Professeur M. MASCRÉ qui a bien voulu nous accueillir au laboratoire de Botanique de la Faculté de Pharmacie de Paris et à M. le Professeur P. CRÉTÉ, son successeur, qui a contribué de façon particulièrement efficace à la direction de nos travaux.

Nous remercions très vivement M. le Professeur A. EICHHORN de l'intérêt qu'il a toujours témoigné à nos recherches et de l'honneur qu'il nous fait en présidant notre jury de thèse. Que M. le Professeur A. de CUGNAC soit assuré de notre profonde gratitude pour le soin qu'il a pris d'examiner ce mémoire et la bienveillance qu'il nous a témoignée en acceptant la tâche ingrate de rapporteur.

M. le Professeur M. CHADEFAUD, comme « parrain de recherches au C.N.R.S. », n'a pas cessé, depuis des années, de nous apporter un appui très efficace et de nous guider de ses précieux conseils ; nous lui en témoignons une très grande reconnaissance. Enfin, nous exprimons tous nos remerciements à M. A. DAVY DE VIRVILLE qui a bien voulu favoriser la publication de notre travail dans la *Revue générale de Botanique*.

Pour leur très importante et utile contribution à la récolte de notre matériel d'étude, nous adressons nos plus vifs remerciements à MM. STEN AHLNER et T. E. HASSELROT, Curator au Naturhistoriska Riksmuseet de Stockholm, M. A. FERNANDES, Directeur de l'Institut botanique de Coïmbre, M. R. C. CAROLIN, Lecturer in Botany à l'Université de Sydney, M. E. L. CORE, Professeur à l'Université de West Virginia, M. E. ROULEAU, Directeur de l'Institut botanique de Montréal, M. J. BARRAU, Directeur de la Section économique de la Commission du Pacifique sud, M. H. des ABBAYES, Professeur à la Faculté des Sciences de Rennes, M. L. EMBERGER, Professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier, M. G. DILLEMANN, Professeur à la Faculté de Pharmacie de Paris, M. Ch. SAUVAGE, Chef du Laboratoire de Phanérogamie de l'Institut scientifique chérifien, Mlle Y. VEYRET, Chargée de Recherches à l'O.R.S.T.O.M., M. le Professeur A. GUILLAUMIN et M. P. JOVET du Museum national d'Histoire naturelle, ainsi qu'à Mlle HECKLOVA qui nous a fréquemment guidée dans nos récoltes au Jardin alpin et à M. R. VERGER, Jardinier-chef à la Faculté de Pharmacie. Nous sommes particulièrement obligée à M. le Professeur P. OZENDA et à Mme L. KOFFLER, de la Faculté des Sciences de Grenoble, qui nous ont accueillie à la Station alpine du Lautaret et nous ont fait attribuer une bourse du T.C.F. pour subvenir aux frais de séjour dans ce chalet ; nous avons pu y rassembler de nombreux échantillons avec l'aide extrêmement précieuse de M. RUFFIER-LANCHE.

INTRODUCTION

I. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES FAMILLES ACTUELLEMENT GROUPEES DANS L'ORDRE DES ÉRICALES

Dans le récent *Traité de Botanique* de M. CHADEFAUD et L. EMBERGER [9], les six familles suivantes sont réunies dans l'ordre des Ericales : Cléthracées, Pyrolacées, Ericacées, Epacridacées, Empétracées et Diapensiacées. La situation des deux dernières laisse d'ailleurs subsister quelque incertitude. Les limites et les subdivisions de chacune de ces six familles et leur groupement autour de celle des Ericacées ont été établis peu à peu ; les anciens systématiciens se basaient sur des caractères de morphologie, surtout florale, que nous rappellerons brièvement pour chaque famille, et dont la primauté a donné lieu à maintes controverses.

1^o LES ÉRICACÉES.

Les Ericacées telles que les définit O. DRUDE [34], dans le *Pflanzenfamilien* d'ENGLER et PRANTL, comprennent près de 1350 espèces qui jouent un rôle important dans la végétation de diverses parties du globe. Sans prendre une part prépondérante dans l'économie humaine, elles sont cependant universellement appréciées comme plantes ornementales de pleine terre ou de serre froide ; elles jouent un rôle dans l'alimentation par celles de leurs espèces qui portent des baies succulentes ou offrent aux Abeilles leur nectar ; plusieurs d'entre elles sont connues pour leurs propriétés antirhumatismales, diurétiques ou narcotiques ; certaines autres sont vénéneuses, tel le *Rhododendron flavum* D., source probable du miel empoisonné qui aurait, d'après Xénophon, causé de terribles ravages dans l'armée des Dix Mille.

Dans les conditions naturelles, certaines plantes de cette famille peuvent couvrir de grands espaces qu'elles caractérisent si bien que le même mot sert souvent à désigner la Bruyère et la lande qui en est couverte. Les Ericacées ont des représentants sous toutes les latitudes, depuis les régions polaires arctiques jusqu'aux terres australes en passant par les contrées tempérées boréales puis les régions tropicales des deux hémisphères, marquant cependant dans ce dernier cas une préférence pour les stations montagneuses.

Cette grande diversité d'habitat est-elle due à l'extension géographique suivant toutes les directions possibles de plantes

issues d'une même souche ? La famille des Ericacées, souvent dénommée « famille par enchaînement », groupe-t-elle, au contraire, des plantes d'origines très diverses qui auraient pris des caractères communs par suite de phénomènes de convergence ? On ne peut espérer répondre à ces questions qu'après une étude approfondie de *tous* les caractères des diverses espèces qui peuvent être envisagées.

Caractères généraux. — Les Ericacées sont des Gamopétales typiquement obdiplostémones ; leurs fleurs sont habituellement actinomorphes et présentent un disque hypogyne sur le bord duquel sont insérés étamines et pétales. La fleur, hermaphrodite, est complète et présente 4 ou 5 sépales, 4 ou 5 pétales très généralement soudés en une corolle urcéolée ou campanulée, 8 ou 10 étamines libres, obdiplostémones, toutes bien développées, 4 ou 5 carpelles soudés en un ovaire composé supère (rarement infère) et surmonté d'un style unique. Les placentas, axiles, volumineux, portent généralement de très nombreux ovules, anatropes, unitegminés et ténuinucellés. Le fruit peut être sec ou charnu ; les graines, très petites, sont polygonales, ou ailées et aplaties. Les anthères, introrses, portent fréquemment une paire d'appendices plumeux ou bien se prolongent en forme de cornes, ce qui a fait donner le nom de « Bicornes » à l'alliance dont font partie les Ericacées. Ces anthères s'ouvrent à leur sommet par des pores arrondis ou obliques, rarement par des fentes longitudinales ; leur paroi ne comprend pas d'assise fibreuse et elles libèrent des grains de pollen réunis en tétrades.

Les Ericacées *sensu stricto* (Pyroloïdées et Monotropoïdées exclues) sont des plantes ligneuses, arbustes, arbrisseaux ou sous-arbrisseaux, à feuilles simples, entières ou dentées, fréquemment cireuses et persistantes. Elles présentent souvent un port caractéristique dit port « éricoïde », avec des caractères d'adaptation à la sécheresse : feuilles aciculaires, cireuses, à bords enroulés en dessous et à stomates protégés par des poils caractéristiques.

Limites et subdivisions de la famille. — Les caractères morphologiques que nous venons de rappeler succinctement ne sont pas constants chez toutes les plantes généralement rattachées à la famille des Ericacées. Ils peuvent parfois varier considérablement à l'intérieur d'un même genre : ainsi les feuilles qui sont persistantes chez l'*Arctostaphylos Uva-ursi* L., sont annuelles chez l'*A. alpina* Spr. (= *Arctous alpina* Niedz.) ; elles sont caduques chez la Myrtille et chez l'Airelle des marais, mais coriaces et toujours vertes chez l'Airelle rouge.

Les Rhododendrons se distinguent par leurs fleurs plus ou moins zygomorphes et par la multiplication occasionnelle du

nombre des carpelles, jusqu'à 13 chez le *Rh. griffithianum* [34]. Certains *Rhododendron*, en particulier dans le sous-genre *Azalea*, n'ont que 5 étamines, épisépales. La position du sépale médian par rapport à la bractée chez les *Rhododendrons* a conduit A. W. EICHLER [35] à faire de ce groupe une famille distincte qui n'a d'ailleurs pas été maintenue.

L'ovaire est infère chez les *Vaccinium* et les genres voisins que BENTHAM et HOOKER [5] séparent pour cette raison des Ericacées : ils les réunissent en une famille, les Vacciniacées, dont H. F. WERNHAM propose même de faire l'ordre des « Vacciniales ». [143]

O. DRUDE [34] n'attache pas une importance primordiale à ce caractère ; il voit d'ailleurs dans le calice charnu et enveloppant des *Gaultheria* une formation intermédiaire entre le calice hypogyne de la plupart des Ericacées et le calice épigyne que présentent les Vaccinioïdées : ces dernières sont, pour lui, une simple sous-famille des Ericacées.

La nature du fruit, qui est variable, fournit un autre bon caractère distinctif des différentes sous-familles ; ainsi S. ENDLICHER [36] reconnaît parmi les Ericacées : les *Rhododendrées* à ovaire supère et capsule septicide ; les *Vacciniées* à ovaire infère et baie ; les *Ericinées* à ovaire supère et capsule loculicide ou baie (rarement drupe). Il subdivise d'ailleurs ces dernières en *Ericées* à corolle persistante et *Andromédées* à corolle caduque.

C'est déjà là l'esquisse de la subdivision en 4 sous-familles adoptée par O. DRUDE [34], puis par R. von WETTSTEIN [144].

2° LES PYROLACÉES.

Dans la famille des Pyrolacées, sont groupées une trentaine d'espèces circumboréales, répandues surtout dans les forêts de résineux et de feuillus d'Europe, d'Asie et d'Amérique du Nord. Leur domaine s'étend jusqu'aux régions tropicales, dans les hautes montagnes de l'Himalaya et du Mexique.

Comme les Ericacées, ces plantes portent des fleurs hermaphrodites, complètes, actinomorphes, penta- ou tétramères, à androcée obdiplostémone dont les étamines sont libres et généralement insérées sur un disque. L'ovaire, supère, est plus ou moins complètement cloisonné et contient un très grand nombre d'ovules anatropes, minuscules, fixés sur des placentas volumineux. Le fruit est une capsule loculicide ou, rarement, une baie. La corolle est gamopétale ; cependant les pétales sont libres chez le *Monotrope* et les différents membres de la tribu des Pyrolées ; ces derniers se rapprochent ainsi des Ericacées de la tribu des Lédées.

À la différence des Ericacées, les Pyrolacées sont des plantes

herbacées, soit à feuillage vert persistant, soit sans chlorophylle et vivaces uniquement par leurs organes souterrains.

Le mode de déhiscence de l'anthère et la nature du pollen permettent de distinguer deux sous-familles, les Pyroloïdées et les Monotropoïdées qui, pour S. ENDLICHER [36] constituaient deux familles distinctes (« *ordines Ericéis affines* ») ; la première, par ses anthères poricides et son pollen en tétrades, se rapproche des Ericacées typiques où la classent BENTHAM et HOOKER [5] tandis qu'ils en excluent les Monotropées, plantes non vertes dont les anthères s'ouvrent par des fentes et libèrent un pollen simple. Cependant, ASA GRAY [44], comme H. BAILLON [3], place les Pyrolées ainsi que les Monotropées parmi les Ericacées. Au contraire, O. DRUDE [34] et les systématiciens plus récents groupent les Pyroloïdées et les Monotropoïdées dans une famille, celle des Pyrolacées, distincte de celle des Ericacées.

3° LES CLÉTHRACÉES.

S. ENDLICHER [36] plaçait le genre *Clethra* parmi les Andromédées ; BENTHAM et HOOKER [5] le considèrent comme « *genus anomalum* » rattaché à la famille des Ericacées et H. BAILLON [3] fait des Cléthrées une « série » parmi les Ericacées. Cependant, J. F. KLOTZSCH [63] définit la famille des Cléthracées qui sera maintenue par la suite : les *Clethra* se distinguent en effet des Ericacées par leurs pétales libres, l'absence du disque, le pollen simple et le gynécée trimère. Pourtant, ces différences ne sont pas absolues : la dialypétalie s'observe dans une tribu d'Ericacées, les Lédées, ainsi que chez les Pyrolées et le Monotrope ; le pollen est simple et le disque manque souvent chez les Monotropoïdées ; la capsule loculicide du *Clethra*, bien que trimère, a beaucoup d'analogies avec celle des Andromédées ; enfin, l'androcée obdiplostémone et les anthères à déhiscence poricide rapprochent également les Cléthracées des Ericacées.

O. DRUDE [34], R. VON WETTSTEIN [144] et des auteurs plus récents, comme L. EMBERGER [9], admettent très généralement l'existence des trois familles distinctes, Cléthracées, Pyrolacées (incl. Monotropacées) et Ericacées (incl. Vacciniacées) à l'intérieur du groupe naturel nommé Bicornes par Linné et qui forme maintenant l'ordre des Ericales. Ils y placent également la famille des Épacridacées et, avec moins d'assurance, celles des Empétracées et des Diapensiacées.

4^o LES ÉPACRIDACÉES.

Les *Epacris*, découverts en Tasmanie par J. F. et G. FORSTER [39], au cours du second voyage du Capitaine Cook, ont été classés par A. L. de JUSSIEU [61] parmi les Éricées. R. BROWN [7], dans son *Prodromus floræ Novæ Hollandiæ*..., décrit 24 genres, qu'il groupe dans l'ordre naturel des Epacridées, devenu maintenant la famille des Epacridacées ; ces genres ont été remaniés par F. von MÜLLER [73] puis par O. DRUDE [34]. Cette famille comprend environ quatre cents espèces localisées en Australasie et dont les trois quarts sont représentés en Australie (Tasmanie comprise) ; seules quelques espèces de *Styphelia* s'étendent hors de ce domaine en diverses stations d'Océanie et jusqu'au Vietnam ; le genre monotypique *Lebetanthus* est l'unique genre d'Epacridacées endémique en Amérique du Sud et Terre de Feu.

Comme les Ericacées, les Epacridacées sont des plantes ligneuses, généralement des arbrisseaux ou sous-arbrisseaux, souvent à port éricoïde, avec des feuilles entières ou à peine dentées, étroites et rigides, souvent courtement pétiolées mais parfois engainantes. Leur nervation est palmée, presque parallèle (sauf chez les Prionotées). Leur aspect raide et épineux indiquerait un xéromorphisme qui, adapté aux régions chaudes et arides, est bien différent du xéromorphisme de tourbières froides, caractéristique de plusieurs Ericacées (R. ETIENNE [38] ; H. COPELAND [22]).

Les fleurs, isolées à l'aisselle des feuilles ou massées en grappes terminales, sont entourées d'un plus ou moins grand nombre de préfeuilles étroitement imbriquées. Elles sont gamopétales, hermaphrodites, complètes, actinomorphes et pentamères. L'ovaire, toujours supère, est composé de 5 carpelles soudés surmontés d'un style et d'un stigmate unique.

L'androcée comprend un seul cycle d'étamines, alternipétales et le plus souvent fixées sur le tube de la corolle, ce qui ne se présente que tout à fait exceptionnellement chez les Ericacées (*Loiseleuria*). Les anthères ne portent jamais d'appendices tels que ceux qui ont fait donner leur nom aux « Bicornes ». Elles comprennent seulement deux sacs polliniques et leur déhiscence s'effectue généralement par une fente longitudinale unique, parfois par deux fentes parallèles, jamais par des pores apicaux. Les grains de pollen libérés sont soit isolés, soit réunis en tétrades comme il est de règle chez les Ericacées.

La nature du fruit a permis à R. BROWN [7] de distinguer les deux principales tribus : les Epacridées à capsule loculicide et loges polyspermes ; les Styphéliées à fruit indéhiscent et loges monospermes. O. DRUDE [34] sépare des Epacridées une troisième tribu, celle des Prionotées que leurs étamines hypogynes libres,

leurs anthères biloculaires et leurs feuilles à nervation pennée rapprochent des Ericacées. C. SKOTTSBERG [93], qui réunit en un seul les deux genres monotypiques que comprend cette tribu, propose même de la classer dans cette dernière famille ; mais H. F. COPELAND [22] maintient la distinction entre *Lebetanthus* et *Prionotes* et conserve à la tribu des Prionotées sa place parmi les Epacridacées ; il considère cette famille comme un groupe naturel bien défini par l'ensemble de ses caractères. L'isostémonie de l'androcée avait conduit Ph. VAN TIEGHEM [126] à classer cette famille bien loin des Ericacées, dans l'alliance des Solanales ; mais cette classification, trop artificielle, n'a pas été suivie par ses successeurs qui s'accordent très généralement à ranger les Epacridacées parmi les Ericales.

5^e LES EMPÉTRACÉES.

Les Empétracées forment une petite famille de 3 genres et 6 espèces dont la position systématique a été très discutée. Les 2 genres *Corema* et *Ceratiola* sont localisés dans la zone atlantique nord, tandis que l'*Empetrum*, qui est circumpolaire, se rencontre aussi dans les régions montagneuses boréales et est présent dans les Andes et dans l'Amérique antarctique. Ce sont de petits arbustes à port éricoïde, à feuilles linéaires, luisantes, avec une profonde gouttière à la face inférieure. Ils diffèrent assurément des Ericacées par leur morphologie florale ; les fleurs, généralement unisexuées par avortement, sont dimères chez le *Ceratiola*, trimères chez l'*Empetrum* et le *Corema* ; il y a 2-3 sépales précédés de 2 ou plusieurs préfeuilles semblables aux sépales ; la corolle est dialypétale ou nulle. L'androcée, généralement isostémone, comprend cependant 6 étamines dans l'espèce tétraploïde, *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. Il n'y a pas de disque chez le *Corema*, mais il y en a un chez l'*Empetrum* et le *Ceratiola* ; les étamines sont libres, sans appendices ; leurs anthères s'ouvrent par des fentes longitudinales et le pollen est en tétrades. L'ovaire supère est composé de 2 à 9 carpelles soudés, surmontés d'un nombre égal de stigmates très divisés. Le fruit est une drupe plus ou moins charnue à 2-9 noyaux.

Le genre *Empetrum*, créé par Linné, est considéré par A. L. de JUSSIEU [61] comme « *Ericcis affinis* » et de nombreux auteurs, à différentes époques, ont considéré les Empétracées comme des Ericales incontestables (ASA GRAY [44], H. BAILLON [3], G. SAMUELSSON [90], O. HAGERUP [51], L. EMBERGER [9]). Cependant, D. DON [32] qui, le premier, réunit ces trois genres dans la famille des Empétracées, leur dénie toute parenté avec les Ericacées et les rapproche des Euphorbiacées (qui englobaient alors

les Buxacées) et des Célastracées. BENTHAM et HOOKER [5] les comptent parmi les « *Ordines anomali* », à la fin des Dicotylédones monochlamydées. F. PAX [83], qui traite cette famille dans les *Pflanzenfamilien* d'ENGLER et PRANTL [37], affirme leur appartenance à la série des Sapindales, au voisinage des Célastracées et surtout des Buxacées. Plus récemment, J. HUTCHINSON [58] les range également parmi les Célastrales, comme R. VON WETTSTEIN [144] dans la première édition de son traité, tandis que L. BENSON [4] crée pour cette famille un ordre nouveau, celui des Empétrales. Dans ses dernières éditions, [145], R. VON WETTSTEIN s'est rallié à l'opinion de G. SAMUELSSON [90], qui range les Empétracées parmi les Bicornes : cette place dans la classification, confirmée par les travaux de O. HAGERUP [51], est admise aussi par L. EMBERGER [9]. Pour C. BULARD et H. GAUSSEN [8], rien n'empêche de faire dériver les Empétracées d'un groupe d'Ericacées à ovaire supère : elles sont en effet plus évoluées que ces dernières d'après de nombreux caractères et elles se rapprochent en particulier beaucoup du *Phyllodoce carulea* en ce qui concerne l'anatomie de la feuille.

6° LES DIAPENSIACÉES.

Les Diapensiacées forment également une très petite famille de 6 genres seulement, dont la position systématique reste incertaine. Leur habitat se limite à la zone arctique et aux régions montagneuses de l'hémisphère nord. Elles sont localisées plus spécialement en Amérique du Nord atlantique et en Asie (Japon, Thibet, Himalaya), sauf le *Diapensia lapponica* L. qui est circum-polaire. Certaines espèces, ligneuses, rampent à ras du sol ou forment des coussinets à feuilles persistantes, serrées, épaisses et linéaires ; d'autres espèces, herbacées vivaces, ont des feuilles en rosette à long pétiole et limbe élargi, souvent en cœur à la base. La fleur est hermaphrodite, complète, régulière et pentamère. Le calice, profondément divisé ou à sépales libres et imbriqués, est persistant. La corolle, caduque, est nettement gamopétale, sauf chez le *Galax* où les cinq pétales sont à peine réunis à la base. L'androcée comprend cinq étamines fertiles, épispéales et cinq étamines stériles épipétales ; ces dernières manquent chez le *Diapensia* et le *Pyxidanthera*. Le disque est toujours absent : les étamines et staminodes, généralement libres entre eux, sont insérés plus ou moins haut dans la gorge de la corolle. Cependant, chez le *Galax*, l'androcée est monadelphie, étamines et staminodes étant réunis en un tube cylindrique reliant entre elles les bases des pétales étoilés. Les anthères s'ouvrent par des fentes verticales, obliques ou transversales et libèrent le pollen en grains simples. Les trois carpelles

sont soudés en un ovaire supère, triloculaire, multiovulé, à placentation axile. Le fruit est une capsule loculicide.

Plusieurs de ces caractères se retrouvent dans tel ou tel groupe d'Ericales incontestées : le gynécée est trimère et donne naissance à une capsule loculicide chez le *Clethra*, ou le disque est absent et le pollen, simple. Le gynécée est généralement trimère aussi chez le *Loiseleuria*, mais la capsule est septicide. Le pollen est simple et le disque fait défaut chez de nombreuses Epacridacées et Pyrolacées. L'androcée est isostémone chez le *Loiseleuria*, les Azalées et toutes les Epacridacées. Dans cette dernière famille également, l'insertion des étamines a lieu plus ou moins haut sur la corolle et les anthères s'ouvrent par des fentes. Ce dernier caractère apparaît également chez plusieurs Ericacées de différentes tribus.

Les anciens auteurs rapportaient le genre *Diapensia* aux Polémoniacées, probablement en raison de la trimérie du gynécée, mais déjà S. ENDLICHER [36] mentionne les Diapensiacees (*Diapensia* et *Pyxidantha*) comme « ordo *Ericacis affinis* » au même titre que les Pyrolacées ; il laisse d'ailleurs le *Galax* parmi ces dernières. H. BAILLON [2 et 3] cite les Galacinées et les Diapensiées comme deux « séries » successives des Ericacées. C'est ASA GRAY [42 et 43] qui, à la suite d'une étude très détaillée de ces espèces, donne à la famille des Diapensiacees sa composition actuelle ; il réunit le *Galax* au *Diapensia* et au *Pyxidantha* et il y ajoute les trois autres genres, *Schizocodon*, *Berneuxia* et *Shortia*. O. DRUDE [34] voit dans cette famille un terme de passage entre les Bicornes typiques et les Primulacées, en raison, semble-t-il, de la ressemblance entre le *Schizocodon* et le *Soldanella* ; mais, ainsi que la plupart des systématiciens, il la maintient dans l'ordre des Ericales. Cependant, G. SAMUELSSON [90] propose d'en faire au moins une sous-série distincte des autres Bicornes, tant ses caractères embryologiques l'éloignent de celles-ci. L. DIELS [31] rapproche même les Diapensiacees des Saxifragacees et A. PULLE [86] crée pour cette famille un ordre des Diapensiales, mais L. EMBERGER [9] les traite avec les Ericales, tout en s'interrogeant sur leur véritable position systématique.

II. — L'ORDRE DES ERICALES A LA LUMIÈRE DES TECHNIQUES MODERNES D'INVESTIGATION

Nous venons de voir succinctement quelles vicissitudes ont subies les 6 familles qui composent actuellement l'ordre des Ericales avant de se trouver ainsi réunies. Bien des incertitudes demeurent quant à leur composition et à leurs affinités. Les premiers systé-

maticiens, en effet, cherchaient à former des groupements naturels d'après les caractères de morphologie externe les plus faciles à observer. Puis, les notions d'anatomie sont venues renforcer les grandes divisions du règne végétal, et, depuis que s'est imposée l'idée d'évolution, les botanistes ont tous plus ou moins tenté de grouper les « familles naturelles » en grandes lignées évolutives. Cependant, jusqu'à ces temps derniers, ils ont eu recours presque uniquement, pour délimiter les grands groupes végétiaux, à ces mêmes caractères de morphologie florale qu'avait invoqués A. L. de JUSSIEU : sympétalie ou choripétalie d'une part, hypogynie, épigynie ou périgynie, de l'autre ; l'un ou l'autre de ces caractères est prédominant selon les modes de classification ; seul L. BENSON [4] leur donne une importance égale dans un tableau à double entrée. Or, comme nous l'avons rappelé dans le chapitre précédent, l'ordre des Ericales ne forme pas un ensemble homogène à ces différents points de vue, pas plus d'ailleurs que la famille des Ericacées elle-même, qui est une « famille par enchaînement ». Peu à peu s'est fait jour l'idée que les Sympétales formaient non pas un groupe ayant son unité propre, mais un ensemble polyphylétique : la sympétalie correspondrait à un palier évolutif supérieur et l'on devrait pouvoir relier chaque famille de Gamopétales aux Diallypétales les plus proches parentes. Pour déceler ces affinités, les systématiciens modernes font appel à tous les moyens possibles d'investigation, au fur et à mesure du développement de nouvelles disciplines.

En ce qui concerne les Ericales, nous possédons de nombreux renseignements d'ordre anatomique, caryologique et embryologique, mais ils sont de valeur très inégale au point de vue systématique.

1^o DONNÉES ANATOMIQUES.

L'anatomie vasculaire ne nous donne pas d'indications bien nettes, le bois étant généralement peu spécialisé dans l'ensemble des Ericales (METCALFE et CHALK [70] et S. J. RECORD [88]). O. HAGERUP [52], indique l'importance de la forme et de la structure de la feuille dans la systématique des Ericales.

Cependant, pour METCALFE et CHALK, la feuille « éricoïde », avec un profond sillon à la face inférieure, qui caractérise plusieurs Ericacées et les Empétracées serait une spécialisation d'intérêt écologique plus que taxinomique. Chez les Epacridacées, le xéromorphisme se traduit différemment : d'après R. ETIENNE [38], les feuilles, raides et piquantes, montrent des nervures presque parallèles avec un croissant péricyclique fibreux énorme qui leur donne une grande rigidité ; la cuticule foliaire, toujours très importante,

est souvent extrêmement cirreuse et le revêtement pileux presque nul. Chez les Ericacées et les Empétracées, par contre, les poils sont multicellulaires, abondants, variés et leurs caractères sont utilisables en taxinomie au niveau du genre ou de l'espèce (O. DRUDE [34]). Les stomates sont du même type chez les Epacridacées et les Ericacées à l'exception des Vaccinioïdées : METCALFE et CHALK [70] traitent ces dernières comme une famille distincte, ayant d'étroites affinités avec les Ericacées.

L'étude anatomique du réceptacle floral chez diverses Ericacées a permis à G. DOUGLAS [33] de mettre en évidence plusieurs termes de transition entre ovaires supères et ovaires infères. Comme le pensait déjà O. DRUDE [34], cette distinction ne constitue donc pas un caractère systématique bien tranché.

2° DONNÉES CARYOLOGIQUES.

Les chromosomes ont été dénombrés chez un assez grand nombre d'espèces d'Ericales [59]. D'après les travaux de O. HAGERUP [49 et 50], le nombre de base serait de 6 chez la plupart des Ericacées (6, 12, 24, 36) et chez les Diapensiacees (6 et 12), mais de 13 chez les Empétracées et chez certaines Ericacées comme le *Rhododendron*, le *Ledum*, l'*Arbutus* et l'*Arctostaphylos*. Il est de 8 chez la Callune, chez les Cléthracées (8 et 16) et chez le Monotrope (8 et 24). En ce qui concerne la famille des Epacridacées, S. SMITH-WHITE [94] a constaté que ce nombre était assez constant (12 ou 13) dans la tribu des Epacridées qui serait par là très voisine des Ericacées ; il varie considérablement dans la tribu des Styphéliées où il peut prendre à peu près toutes les valeurs de 4 à 14, ce qui s'explique par de fréquentes polyploïdies ou aneuploïdies. L'interprétation de ces résultats s'avère assez difficile.

3° DONNÉES EMBRYOLOGIQUES.

Par « embryologie », nous entendons ici, comme la plupart des auteurs étrangers, la science du développement de tous les organes de la reproduction, réservant le terme d'« embryogénie » à l'étude des formes successives que prend l'embryon depuis l'œuf jusqu'à l'état qu'il présente dans la graine mûre.

Dans son traité sur l'embryologie comparée des Angiospermes K. SCHENK [92] a rassemblé une importante et très complète documentation sur le pollen, l'ovule, le sac embryonnaire, la fécondation, l'albumen et l'embryon dans les six familles de la classe des Bicornes ; il met en évidence les caractères propres aux plantes de cette alliance en soulignant, avec G. SAMUELSSON [90], la place particulière prise par les Diapensiacees. P. MAHESHWARI [69]

considère lui aussi l'ordre des Ericales comme extrêmement homogène pour l'ensemble de ses structures embryologiques. Cependant, certaines exceptions sont connues depuis longtemps et de nombreuses autres ont été mises tout récemment en évidence par B. F. PALSER [81] et ses collaborateurs.

Microsporangies et microspores. — Dans la majorité des Ericacées, les anthères sont à déhiscence poricide et ne présentent nulle trace d'assise mécanique ; mais cette structure est loin d'être un caractère général des Ericales : un endothécium typique existe en effet chez le *Clethra* (A. ARTOPÆUS [1]) dont les anthères montrent pourtant des pores apicaux ; il s'observe également chez les Diapensiacées (G. SAMUELSSON [90], L. DIELS [31], B. PALSER [81]) et chez une Ericacée de la tribu des Andromédées, l'*Enkianthus* (L. D. SAFIOWSKA [89]). Un endothécium local a été signalé par H. COPELAND [20] chez quatre genres de Rhododendroïdées.

Chez les Epacridacées, c'est l'épiderme qui forme l'assise mécanique (G. SAMUELSSON [90], P. BROUGH [6], H. COPELAND [22]). Deux Ericacées dont les anthères ont des fentes longitudinales, le *Loiseleuria procumbens* (A. ARTOPÆUS [1]) et le *Leio-phyllum buxifolium* (G. SAMUELSSON [90]), montrent également un exothécium plus ou moins étendu. G. SAMUELSSON [90] voit dans cette formation une adaptation secondaire à la déhiscence par fentes, à partir d'ancêtres à anthères poricides sans endothécium. De nombreuses investigations seraient encore nécessaires pour élucider ce problème ; quoi qu'il en soit, la structure de la paroi de l'anthère est loin d'être uniforme chez les Ericales et même chez les Ericacées.

Le pollen reste groupé en tétrades chez presque toutes les Ericacées. Cependant, chez l'*Erica stricta* (G. SAMUELSSON [90]) et l'*Enkianthus* (L. D. SAFIOWSKA [89]), il est simple, de même que chez les Cléthracées, les Diapensiacées, plusieurs Epacridacées et Pyrolacées. Les grains de pollen étaient tous décrits comme binucléés jusqu'à ces derniers temps où un examen approfondi a montré à L. D. SAFIOWSKA l'existence de grains de pollen trinucléés chez de nombreuses Ericales (cf. B. PALSER [81]).

Mégasporanges et mégaspores. — Chez toutes les Ericales, les ovules sont unitegmiques et ténuinucellés. Il n'y a jamais de cellule pariétale, et l'archéspore est unique sauf chez le *Diapensia lapponica* où il peut y en avoir deux ou trois (B. PALSER [81]) dont une seule poursuit son développement. La tétrade est très généralement linéaire (parfois en T chez le *Diapensia* et l'*Enkianthus*) et une seule des mégaspores, la chalazienne, donne naissance à un sac embryonnaire à huit noyaux de type normal, comme nous avons pu le vérifier chez le *Pyrola rotundifolia*. La seule exception connue

a été observée par B. PALSER [76] chez trois espèces de *Cassiope* où le sac est bisporique.

Sac embryonnaire. — Il est allongé (A. ARTOPÉUS [1], C. N. PELTRISOT [85]), étroit à son extrémité chalazienne, plus large et souvent nettement renflé vers le micropyle. Sauf dans la cavité micropylaire, le sac est tapissé par une « assise-jaquette » formée par la couche interne du tégument ovulaire : cette assise-jaquette fait entièrement défaut chez les Diapensiacees. (G. SAMUELSSON [90], B. PALSER [81]), comme nous avons pu le constater à nouveau, chez le *Diapensia* et le *Galax*. Les antipodes sont le plus souvent de petite taille et disparaissent à la maturité du gamétophyte ou peu après la fécondation ; cependant, elles subsistent longtemps chez le *Diapensia* et le *Shortia galacifolia* ; dans cette dernière espèce, ainsi que chez le *Leucothoe racemosa* et le *L. recurva*, B. PALSER [76] a signalé des antipodes multiples.

Albumen et haustoriums (P. CRÉTÉ [27]). — L'albumen est toujours cellulaire chez les Ericales et ses quatre premières cellules se disposent en file linéaire (sauf chez les Diapensiacees) : c'est, aux yeux de G. SAMUELSSON [90], une caractéristique fondamentale de l'ordre des Bicornes et il a rectifié plusieurs observations inexactes de C. N. PELTRISOT [85] à ce sujet. Cependant, une exception serait fournie par deux espèces de *Rhododendron*, le *R. japonicum* et le *R. mucronatum*, où les deux premières divisions du noyau de la cellule-mère de l'albumen donnent naissance à quatre noyaux qui se disposent linéairement avant que ne se dessinent les premières cloisons (J. L. CREECH [23]).

Des haustoriums micropylaires et chalaziens (A. ARTOPÉUS [1] ; C. N. PELTRISOT [85], G. SAMUELSSON [90]) se forment à partir des cellules terminales de cette file des quatre premiers éléments de l'albumen. C'est là un second caractère très général de cette alliance, à l'exclusion de la famille des Diapensiacees. Toutes les espèces que nous avons examinées (sauf le *Diapensia*) présentaient un albumen de ce type. L'origine précise des haustoriums chez le *Rhododendron ferrugineum* L. a été exposée dans une publication antérieure [132].

Sauf sur ce dernier point, les caractères de l'appareil reproducteur, dans l'alliance des Bicornes, sont donc loin d'être aussi uniformes que l'on pouvait le penser autrefois ; leur étude approfondie sera probablement d'un grand secours en taxinomie, à l'intérieur des familles, comme le suggère B. PALSER [79 et 81], mais n'apportera sans doute guère de renseignements utilisables en phylogénie. Les structures embryologiques qui semblent, le mieux, caractériser les Ericales (Diapensiacees exclues) sont le

type de l'albumen et la nature des haustoriums. Ces formations, bien que transitoires, ont assurément une grande importance, car elles assument un rôle de protection et de nutrition vis-à-vis du nouveau sporophyte né de la fusion des gamètes. Mais, peuvent-elles traduire les affinités profondes et la parenté réelle de groupes issus d'un même phylum ? Correspondent-elles à des stades d'évolution équivalents, atteints par des plantes dont les ancêtres ne seraient pas nécessairement proches parents ? Il est difficile d'en juger.

1^o DONNÉES EMBRYOGÉNIQUES.

On a tout lieu de penser que les caractères phylogéniques se manifestent dans l'ontogénie plutôt que dans tout autre aspect de la vie de la plante. C'est ce qu'exprime la loi du parallélisme entre l'ontogénie et la phylogénie, que Fritz MÜLLER [72] (1864) a formulée ainsi : « L'histoire de l'évolution individuelle est une « répétition courte et abrégée, une récapitulation en quelque sorte « de l'histoire de l'évolution de l'espèce », formule simplifiée par E. HAECKEL [47] (1875) qui écrit : « L'ontogénie est une courte « récapitulation de la phylogénie ». Bien évidemment, les phases embryonnaires d'un être vivant ne sont pas la reproduction des stades adultes de ses ancêtres, mais « le plan général selon lequel « se sont construits des types anciens se retrouve actuellement « dans les formes jeunes des individus (R. SOUÈGES [115], p. 13)... « ceux-ci, très différents les uns des autres au terme de leur développement et classés dans des séries divergentes, peuvent se « ressembler aux premières étapes de leur évolution, autrement dit... « des formes embryonnaires identiques peuvent se rencontrer dans « divers groupements, anciens ou actuels ». L'examen de ces formes embryonnaires doit ainsi nous apporter de précieuses indications sur le degré de parenté des espèces envisagées, indications d'autant plus valables, semble-t-il, que l'embryon est placé dans les conditions les meilleures pour échapper à l'influence du milieu extérieur. Là où échouent les données de la morphologie, de l'anatomie, de la caryologie et même de l'embryologie au sens large, on peut espérer voir l'embryogénie apporter une solution.

Données actuelles sur l'embryogénie des Ericales. — Depuis plus d'un siècle, les ovules du *Monotropa Hypopitys* ont donné lieu à de très nombreuses observations que nous analyserons plus loin. Sur les autres Ericales, nous avons peu de données : W. HOFMEISTER [57] n'en étudie que quelques genres et s'attache surtout à déterminer l'origine de l'albumen, tandis que J. VESQUE [142] ne décrit guère que le sac embryonnaire dont il fournit d'ail-

leurs une fausse interprétation. On peut trouver des dessins d'embryons à divers stades de leur développement dans les publications de plusieurs auteurs durant les 60 dernières années : la thèse de C. N. PELTRISOT [85] (1904) porte sur 25 genres d'Ericacées (incl. Pyrolacées et Cléthracées) ; N. E. STEVENS [121] (1911) publie une note sur la diécie chez l'*Epigaea repens* ; G. SAMUELS-SON (1913) [90] étend ses recherches à de nombreuses espèces appartenant aux Bicornes incontestables, aux Dapensiacees et aux Empétracées ; P. BROUÛ (1924) [6] étudie le *Styphulia longifolia*. Les travaux, plus récents, de H. F. COPELAND [13 à 22] apportent d'importants documents sur la structure des organes reproducteurs chez les Ericales. Plusieurs autres données d'ordre embryologique sont encore fournies par Y. L. CHOU (1952) [11] sur les *Gaultheria*, par L. G. KAVALJIAN (1952) [62] sur les *Clethra*, par B. R. PATERSON (1961) [82] sur les Epactiacées. Enfin, B. F. PALSER étudie la morphologie florale de différentes tribus d'Ericacées [74 à 81] : elle résume [79] pour le 9^e Congrès international de Botanique, « quelques aspects de l'embryologie des Ericales » dont elle fait en 1961 une revue plus détaillée et très documentée [81]. Malheureusement, ces différentes publications ne comprennent que fort peu de renseignements embryogéniques valables, car aucun de leurs auteurs ne s'est donné comme but de suivre pas à pas la marche des premières segmentations de l'embryon, seul moyen de pouvoir comparer utilement son mode de formation dans les différentes espèces. En 1939, R. SOUÈGES publie ses observations sur le mode de développement de l'embryon chez le *Pyrola rotundifolia* L. [107] et montre que cette espèce se rattache au type embryonomique du *Samolus Valerandi* L. [100 et 102], une Primulacée. Il reste maintenant à étudier le plus grand nombre possible d'espèces d'Ericales, pour savoir si toutes appartiennent au même type, à tenter d'élucider le degré de parenté de ces plantes entre elles et avec les autres Gamopétales obdiplostémones : c'est le sujet que M. R. SOUÈGES nous a conseillé d'aborder en appliquant les principes et la terminologie qu'il a établis et en utilisant son système embryogénique de classification.

III. LA CLASSIFICATION EMBRYOGÉNIQUE. (R. SOUÈGES [103, 104, 108, 111, 112, 113, 115] ; et P. CRÉTÉ [28] t. I, p. 218-226).

La classification embryogénique de R. SOUÈGES est un remarquable outil de travail permettant de ranger à coup sûr toute espèce nouvellement étudiée dans la case qui lui convient, de la comparer facilement aux espèces déjà cataloguées, de traduire

les progrès de la différenciation et d'en déduire de solides données phylogénétiques. Elle est basée sur les quatre grandes lois de l'embryogénie : ces lois « régissent tous les rapports qui s'établissent, d'une part, entre la cellule embryonnaire primordiale et les divers blastomères qui en dérivent, d'autre part, entre ces derniers et les régions fondamentales du corps » de l'embryon. (R. SOUÈGES [115], p. 53). Elles sont vraiment spécifiques et donnent la clef de l'organisation foncière de l'espèce. Dans chaque cas, nous chercherons les lois qui déterminent l'*origine* des principales parties du corps embryonnaire, le *nombre* et la *disposition* des cellules issues des divisions successives de tel ou tel blastomère, enfin les *destinées* des éléments formés par la segmentation de l'œuf : on peut alors connaître le type embryonomique de la plante examinée, type qui est l'unité fondamentale de la classification périodique.

Les grandes divisions ou *périodes* de ce système sont déterminées par la part que prend l'œuf à la construction de l'embryon proprement dit : dans la première période, les cellules apicale et basale du proembryon bicellulaire prennent part l'une et l'autre à l'édification de l'embryon ; dans la deuxième période, seule, la cellule apicale joue ce rôle, la cellule basale contribuant uniquement à former le suspenseur, organe temporaire ; dans la troisième période, l'embryon *sensu stricto* se développe aux dépens de la cellule-fille de la cellule apicale... On peut imaginer ainsi un nombre infini de périodes.

Dans la première période, les types embryonomiques sont classés en 3 *séries*, d'après la *disposition* des 4 premiers blastomères, issus de l'œuf, ou *tétrade première* ; on distingue trois sortes de tétrades, **A**, **B** ou **C**, selon que la cellule apicale, *ca*, du proembryon bicellulaire prend une cloison verticale, oblique ou transversale ; dans chaque cas, la cellule basale, *cb*, peut se diviser en deux éléments juxtaposés, pour donner les tétrades des catégories **A**₁, **B**₁, **C**₁, ou superposés, pour donner les tétrades des catégories **A**₂, **B**₂, **C**₂ (Tableau I, p. 24). Les deux éléments supérieurs (issus de *ca*) d'une tétrade première en **C** (**C**₁ ou **C**₂) en se divisant, forment une tétrade *seconde* qui reproduit nécessairement l'une des 6 catégories de tétrades énumérées ci-dessus : on définit de la sorte, à partir d'une tétrade première de la série **C**, 6 *groupes embryogéniques*, qui viennent s'ajouter aux deux premiers groupes formés par les tétrades premières en **A** et en **B**. Les 8 groupes ainsi obtenus définissent chacun une colonne dans le tableau des espèces de la première période.

Les rangées horizontales, au nombre de 6, qui figurent dans ce tableau (p. 24), correspondent à 6 *mégarchétypes*, définis par les *destinées* respectives de chacune des cellules du proembryon

bicellulaire. Dans la pratique, on indique seulement les destinées de la cellule basale, *cb*, par des égalités conventionnelles, en uti-

Première Grande Division ou Première Période de la Classification embryogénique	Série A		Série B		Série C			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Megarchétypes	 A ₂		 B ₂		 C ₂			
	ou		ou		ou			
	ou		ou		ou			
Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série a			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série b			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série c			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série d			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série e			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série f			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série g			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série h			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série i			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série j			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série k			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série l			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série m			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série n			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série o			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série p			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série q			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série r			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série s			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série t			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série u			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série v			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série w			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série x			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série y			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série z			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série aa			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série ab			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série ac			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série ad			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série ae			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série af			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série ag			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série ah			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série ai			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série aj			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série ak			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série al			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série am			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série an			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série ao			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série ap			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série aq			
	 A ₁		 B ₁		 C ₁			
	ou		ou		ou			
Première Période de la Classification embryogénique	Muscari		Gastonia		Sous-série ar			

Deuxième Grande Division ou Deuxième Période de la Classification embryogénique Mégarchétypes	Série A'		Série B'		Série C' w	
I cd=pat+phy+icc+iec+co+s	Sagittaria Potamogeton(?) Triglochin				Sous-série a'	
					Sous-série b'	
II cd=phy+icc+iec+co+s	Campanula Lobelia Peltiphyllum		Tribulus Zygophyllum			
	Samolus Rhododendron		Corema			
IV cd=icc+co+s	Dracontophyllum Hypericum Saxifraga, Sedum Elatine Levenhookia		Drosena Actinidia Galega, Rothia			
	Plombago		Armeria Dianthus, Hemigalia Saxifraga, Sedum Saxifraga			
VI cd=s	Medicago Melilotus, Ononis Vicia		Ervum Pisum Lupinus			
			Fumaria (parfous)			
9e Groupe			11e Groupe		12e Groupe	
			13e Groupe		14e Groupe	
15e Groupe			16e Groupe		17e Groupe	
			18e Groupe		19e Groupe	

Tableau II

le corps embryonnaire est issu de *cb*, seuls les cotylédons proviennent de *ca* ; dans les mégarchétypes suivants, la cellule apicale, *ca*, prend une part de plus en plus grande à l'édification de

l'embryon, et, dans le sixième, la cellule *cb* fournit uniquement le suspenseur, ce qui conduit à la deuxième période.

Le tableau des espèces de la première période comprend ainsi 48 cases où viennent s'inscrire les individus appartenant à une même *famille embryogénique*, chaque famille ayant un chef de file ou *Archétype* qui donne son nom à la case correspondante.

Les espèces de la deuxième période s'inscrivent de même dans un tableau à 48 cases (p. 25), formées par l'intersection de 6 lignes et 8 colonnes : les 8 colonnes correspondent alors aux différentes catégories de tétrades *secondes* qui définissent 8 groupes embryogéniques numérotés de 9 à 16 ; les 6 rangées sont désignées par les mêmes mégarchétypes que dans la première période, mais les lois du développement s'appliquent alors à la cellule apicale, *ca*, du proembryon bicellulaire : ce sont donc les destinées de *cd*, fille inférieure de *ca*, qui détermineront les égalités conventionnelles caractérisant chaque mégarchétype.

Le « Principe de la correspondance des formes » (R. SOUÈGES, [111]) permet de déterminer la période dans laquelle se classe l'espèce étudiée. Il s'énonce ainsi : « Dans les premiers stades de la construction des formes, on doit rencontrer : à la première génération cellulaire, deux cellules superposées ; à la deuxième génération, une tétrade quelle qu'en soit la catégorie, résultant de la bipartition des deux premières cellules ; à la troisième génération, des quadrants ou des éléments homologues, produits par les deux cellules supérieures de la tétrade ; à la quatrième génération, des octants ou des éléments homologues, engendrés par cloisonnement des quadrants » (R. SOUÈGES, [115], p. 70). L'application de ce principe est fort simple : « lorsque, dans des formes rencontrées, on a nettement reconnu les quadrants ou les octants, sachant que ceux-ci se différencient à la 3^e et à la 4^e génération, il suffit de remonter à la 2^e et à la 1^{re} pour retrouver la cellule à partir de laquelle s'exercent les lois du développement dans l'espèce considérée » (R. SOUÈGES et P. CRÉTÉ, [120]).

Nous indiquons ci-dessous la liste des abréviations à peu près universellement employées, qui constitue la légende générale de nos figures : cette légende appelle deux remarques :

1^o Les lettres, *m* et *ci*, qui désignent respectivement la cellule intermédiaire et la cellule inférieure de la tétrade, se rapportent à la tétrade *première*, pour une espèce de la première période, et à la tétrade *seconde*, pour une espèce de la deuxième période : cela facilite la comparaison des destinées des éléments homologues, puisque, dans le second cas, les descendants de *cb* (cellule basale) n'interviennent pas dans l'édification de l'embryon proprement dit.

2° Le terme de région hypocotylée, ou partie hypocotylée (*phy*), ou hypocotyle, est employé par les embryogénistes pour désigner la région du corps embryonnaire située au-dessous des cotylédons et qui donne naissance non seulement à la tige hypocotylée mais aussi à la racine (cf. R. SOUÈGES, [115], p. 52). La partie cotylée *sensu lato* comprend le point végétatif de la tige (*pvt*), qui est à l'origine de la tige épicotylée, et la partie cotylée *sensu stricto* (*pco*) d'où proviennent les cotylédons.

IV. — TABLEAU DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES POUR LES FIGURES

ca et *cb* : cellule apicale et cellule basale du proembryon bicellulaire.
cc et *cd* : cellules-filles supérieure et inférieure de *ca*.
ce et *cf* : cellules-filles supérieure et inférieure de *cc*.
m : cellule intermédiaire de la tétrade.
ci : cellule inférieure de la tétrade.
d et *f* : cellules-filles supérieure et inférieure de *m*.
n et *n'* : cellules-filles supérieure et inférieure de *ci*.
o et *p* : cellules-filles supérieure et inférieure de *n'*.
n₁ et *n₂* : cellules-filles supérieure et inférieure de *n*.
q : quadrants.
l et *l'* : octants supérieurs et octants inférieurs.
pco : partie cotylée *sensu stricto*.
pvt : point végétatif de la tige ou épicotyle.
phy : partie hypocotylée.
tec : initiales de l'écorce de la racine.
ice : initiales du cylindre central de la racine.
co : coiffe.
s : suspenseur.
de : dermatogène.
pe : périblème.
pl : plérome.
oo : oospore.
al : albumen.
hm : haustorium micropylaire.

V. — MATÉRIEL ET MÉTHODES (R. SOUÈGES, [98]).

Les recherches embryogéniques nécessitent l'observation des phases successives de la segmentation du zygote et de la formation du corps embryonnaire pour permettre la détermination du type embryonomique auquel se rapporte l'espèce envisagée. Il faut s'astreindre à vérifier, sur plusieurs individus différents, de la même espèce, certains stades caractéristiques dont la variation éventuelle entraînerait une modification du groupe embryogénique et par suite une irrégularité du type, irrégularité qui peut être exceptionnelle ou habituelle (ex. : le *Vaccinium Myrtillus* L.). Un matériel très abondant est donc indispensable puisqu'il doit comprendre, pour chaque espèce, une succession d'échantillons allant du bouton floral à la graine mûre et en nombre suffisant

pour permettre de contrôler chaque observation, de mesurer l'étendue des variations.

Nos récoltes ont été faites autant que possible dans des stations où les espèces envisagées vivent dans leurs conditions naturelles, car c'est là seulement qu'elles fructifient abondamment et normalement. De nombreux collecteurs français et étrangers ont contribué à rassembler ce matériel, dans des conditions parfois difficiles, et nous leur en sommes profondément reconnaissante. Différents mélanges fixateurs ont été utilisés : Navachine, Carnoy, Bouin, Serra ou parfois simplement alcool à 90°; la déshydratation et l'imprégnation à la paraffine se font suivant les techniques habituelles et les blocs sont débités, au microtome, en coupes séries de 15 μ d'épaisseur ordinairement ; les lames ont été colorées parfois à l'aide du réactif de Schiff, parfois au carmin-vert d'iode, le plus souvent, à l'hématoxyline ferrique. Les dessins ont tous été faits à la chambre claire, en utilisant l'objectif à immersion ; l'examen en contraste de phases a rendu de grands services dans l'étude des jeunes stades.

L'orientation des ovules dans les blocs de paraffine est généralement impossible vu leur petitesse : les coupes longitudinales axiales des ovaires entiers fournissent habituellement de bons résultats. Nous n'insisterons pas sur les difficultés techniques causées, soit par la lignification souvent précoce des parois des ovaires, lorsque le fruit est une capsule, soit par la diversité que prend l'orientation des ovules qui se développent dans un fruit charnu. Dans bien des cas, le matériel reçu n'était pas favorable à des études embryogéniques, parce qu'il ne renfermait que des boutons, ou que des graines mûres, ou parce que les fruits, en apparence bien développés, ne contenaient que des ovules non fécondés ou avortés, ce qui est fréquent chez les espèces arborescentes et cultivées.

EMBRYOGÉNIE DES ERICALES

Pour exposer nos résultats, nous adoptons la subdivision des familles telle qu'elle est indiquée dans le *Pflanzenfamilien* d'ENGLER et PRANTL [37]. Nous commençons cet exposé par les Pyrolacées car, jusqu'au début des recherches qui font l'objet de ce mémoire, les seules données *embryogéniques* précises sur toute l'alliance des Ericales se bornaient à l'étude de R. SOUÈGES [107] sur le *Pyrola rotundifolia* L.

I. — PYROLACÉES

A. PYROLOÏDÉES

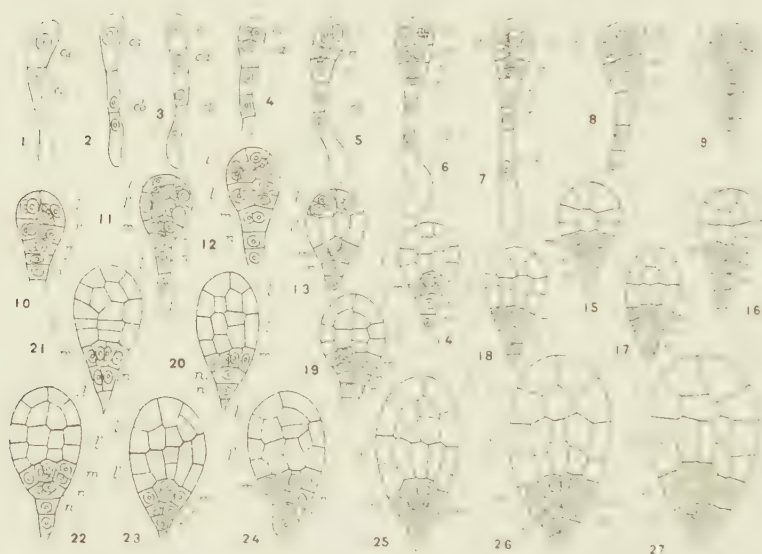
Embryogénie du *Pyrola rotundifolia* L. (Pl. I, d'après R. SOUÈGES [107]). — R. SOUÈGES a étudié avec une grande précision le mode de formation de l'embryon dans cette espèce et a pu déterminer le type auquel il appartient, bien que son développement s'arrête à un stade encore *proembryonnaire* [118], c'est-à-dire à symétrie axiale, sans aucune indication de cotylédon. Néanmoins, tous les premiers stades de ce développement sont très nets : il y a formation d'une tétrade *première* linéaire, en C_2 , puis, à partir des deux cellules supérieures. *cc* et *cd*, de cette tétrade, formation d'une tétrade *seconde* en A_2 ; *cc* donne naissance à deux puis quatre éléments juxtaposés qui sont les quadrants et qui engendrent deux étages d'octants *l* et *l'*. On peut encore observer, dans ces deux étages, la formation de cloisons périclinales qui isolent le dermatogène, mais la région cotylée, issue de *l*, ne comprend en définitive que quelques gros blastomères indifférenciés, et la région hypocotylée, engendrée par *l'*, montre tout au plus deux étages de cellules où l'on ne peut reconnaître ni périblème ni plérome. Dans l'étage intermédiaire *m*, de la tétrade seconde, des cloisons tangentielles séparent, vers l'extérieur, le dermatogène, et vers l'intérieur, un massif de quatre cellules circumaxiales où s'individualisent les initiales de l'écorce et de la stèle au sommet radiculaire, comme R. SOUÈGES l'avait déjà observé chez une Primulacée, le *Samolus Valerandi* L. [100].

Ainsi, la cellule basale, *cb*, du proembryon bicellulaire ne prend aucune part à la construction de l'embryon proprement dit mais constitue seulement la base du suspenseur : le *Pyrola rotundifolia* appartient à la deuxième période de la classification embryogénique et au neuvième groupe, puisque la tétrade *seconde* est

en **A**₂. Les destinées des éléments issus de *cd* sont représentées par l'égalité :

$$cd = 1/2phy + iec + icc + co + s \text{ (en partie) ;}$$

le *Pyrola* se rattache donc au mégarchétype III dans ce 9^e groupe, c'est-à-dire à la famille embryogénique dont le *Samolus Valerandi* est le chef de file. (R. SOUÈGES, [113]).



Pl. I. Fig. 1 à 27. — *Pyrola rotundifolia* L. Les principaux stades du développement de l'embryon. Gr. : 250 (d'après R. SOUÈGES) [107].

Nous n'avons pu faire que trop peu d'observations sur d'autres espèces de *Pyrola* (*P. secunda*, *P. minor* et *P. chlorantha*), ainsi que sur le *Chimaphila umbellata* pour pouvoir indiquer si le type embryogénique de ces espèces est bien également celui du *Samolus Valerandi*.

B. MONOTROPOÏDÉES

Embryogénie du *Monotropa Hypopitys* L. (Pl. II). — La graine du Monotrope a fait l'objet d'observations très nombreuses et pour la plupart fort anciennes. Dès 1847, KARL MÜLLER [71] décrit la formation d'un embryon de « 6 à 10 cellules disposées en plusieurs étages » qui est en réalité l'albumen au centre duquel il aperçoit incontestablement le véritable embryon, mais sans le

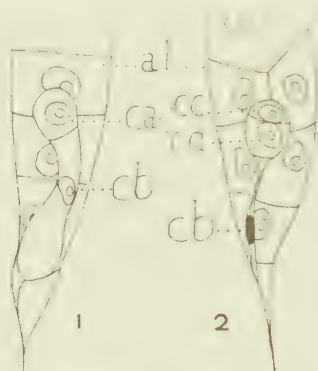
reconnaître pour tel puisqu'il le désigne comme « l'axe de la plante future ». W. HOFMEISTER [56], en 1849, observe avec plus de précision les cloisonnements transversaux de l'albumen et la formation d'un embryon bicellulaire. Pour SOLMS LAUBACH [95] (1874), l'embryon comprend 5 cellules disposées en 3 étages, un étage inférieur unicellulaire ou hypophyse et deux autres étages superposés, chacun bicellulaire. E. STRASBÜRGER [122 et 123] observe la fécondation et la formation de l'albumen mais ne s'attache pas à l'étude de la segmentation de l'œuf. Il constate cependant l'allongement de l'oosphère en un tube qui viendrait s'appuyer contre la première membrane de l'albumen et la perforerait en la dissolvant.

Dans son important travail sur le développement de la graine du *Monotropa Hypopitys*, paru en 1882, L. KOCH [64], décrit soigneusement les segmentations du zygote. Il observe d'abord par simple transparence l'allongement de l'œuf et sa première division ; celle-ci sépare une cellule basale allongée et très vacuolisée de la petite sphère proembryonnaire, encore unicellulaire, qui comprend un assez gros noyau entouré d'un protoplasme très dense. Aux stades ultérieurs, les matières de réserve accumulées dans l'albumen obscurcissent les ovules : KOCH éclaireit ses préparations à la potasse puis les traite à l'acide acétique pour renforcer les membranes. Il observe ainsi la formation d'une première cloison méridienne dans la cellule apicale ; une deuxième cloison méridienne apparaît ensuite, perpendiculaire à la première, ainsi qu'une paroi équatoriale, sans que l'on puisse affirmer si l'apparition de celle-ci suit ou précède la deuxième division verticale. KOCH pense que la division transversale intervient en dernier lieu, amenant la formation d'octants typiques à partir des quadrants précédemment formés. A ce stade seulement se produirait, dans la cellule basale, une division isolant un suspenseur assez long et presque entièrement vacuolisé d'une petite cellule située sous les octants et que l'auteur dénomme « hypophyse » sans pourtant connaître ses destinées. C'est là le stade le plus avancé qu'il ait observé ; dans un très grand nombre de cas, l'albumen était peu développé et l'embryon plus ou moins complètement avorté.

Dans sa thèse parue en 1904, C.N. PELTRISOT [85] confirme l'ensemble des observations de KOCH, mais voit la cloison transversale se former après la première cloison verticale ; les quadrants seraient, dans ce cas, disposés en deux dyades superposées et engendreraient les octants lors de la deuxième division verticale. Pour PELTRISOT comme pour KOCH, « l'hypophyse » s'individualise très tardivement à partir de la cellule basale et il ne se forme jamais une véritable tétrade, mais tout se passe, semble-t-il, comme si la tétrade était en A₂, l'espèce appartenant à la première période

de la classification. Cependant, la succession des premières segmentations n'ayant pas été suivie pas à pas, il n'est pas possible de connaître avec certitude le type auquel se rattache cette espèce.

Plus récemment (1931) H. FRANKE [40] a décrit la graine du *Monotrope* à l'occasion de ses essais de germination : il n'a jamais vu un embryon de plus de 3 cellules en 2 étages ; du côté *micropylaire* se trouvent 2 éléments juxtaposés et, du côté apical, une seule cellule. Il est très probable, cependant, que cet auteur n'a pas tenu compte du suspenseur, pas plus qu'il ne tient compte des cellules haustoriales en décrivant un albumen de 9 cellules en 4 étages ; en effet, il ne s'intéresse qu'à la graine mûre.



Pl. II. Fig. 1 et 2. — *Monotropa Hypopitys* L. Proembryons bi- et tricellulaire et région micropylaire de l'albumen. Gr. : 310.

Nous avons repris ces recherches par nos méthodes habituelles, en examinant du matériel, d'origine aussi variée que possible, se rapportant aux deux espèces *Monotropa Hypopitys* et *M. Hypophegwa* : que nos échantillons proviennent de la Corrèze, de la Champagne ou des sapinières du Velay, jamais les embryons n'ont présenté plus de trois cellules superposées. Des dessins communiqués par R. SOUÈGES et exécutés par P. DUMET, pharmacien à M. aux, en 1908, montrent que cet observateur n'a lui aussi vu que 2 ou 3 cellules superposées dans les embryons du *Monotrope*. Nos propres observations conduiraient à classer le *Monotrope* dans la deuxième période de la classification embryogénique (Pl. II) : en effet, la cellule basale, *cb*, du procmbryon bicellulaire (fig. 1) est par la suite (fig. 2) complètement écrasée par les cellules d'albumen de la région micropylaire et il semble peu probable que le noyau de *cb* que l'on aperçoit déjà très dégénéré sur la fig. 2 puisse encore se diviser pour fournir le noyau de l'hypophyse représentée

par KOCH. En 2, la cellule apicale, *ca*, est divisée en deux éléments superposés, *cc* et *cd*, dont le supérieur, *cc*, se montre toujours moins bien développé que *cd* ; il est souvent déformé et comprimé par les cellules d'albumen qui l'encadrent. D'après H. FRANKE [40], *cc* ne se divise plus et *cd* donne naissance à deux éléments juxtaposés ; nous n'avons pas observé cette division, pas plus que celles qu'ont indiquées L. KOCH [64] ou C.N. PELTRISOT [84].

CONCLUSIONS SUR LES PYROLACÉES.

Il n'est pas possible de trouver une place dans la classification embryogénique pour le *Monotrope* dont l'embryon reste extrêmement réduit ; on peut penser que, lors de la germination, les destinées de ces quelques cellules se préciseront : H. FRANKE [40] a fait de nombreux essais de germination des graines de *Monotrope*, avec d'ailleurs un pourcentage de réussite extrêmement faible : les plus jeunes plantules qu'il a pu ainsi observer, bien qu'encore enfermées dans le tégument séminal, avaient déjà environ 80 cellules, tandis que les graines voisines n'avaient pas germé et ne contenaient qu'un embryon tricellulaire : cet auteur n'a donc pas assisté aux segmentations successives du procmbryon ; il a seulement vérifié que la graine de *Monotrope*, en germant, ne donne pas naissance à une plantule normale mais à un organisme à anatomie de racine (le procaulome de J. VÉLÉNOWSKY [141]), qui ne peut poursuivre son développement qu'après infestation par des Champignons symbiotiques. Comme chez le *Pyrola* (H. CHRISTOPH, [12], D. LIHNELL [67]), ce procaulome se ramifie dans le sol et donne naissance à des pousses florifères endogènes. Ceci explique que les régions cotylée et hypocotylée ne soient pas différenciées dans l'embryon « adulte » de *Pyrola* ; à la germination, en effet, intervient seule la partie radiculaire du procmbryon qui a dû absorber toutes les potentialités constructives du zygote. Chez le *Monotrope*, cette réduction est poussée à l'extrême et rien ne nous permet d'affirmer que le type embryonomique de cette espèce soit ou non le même que celui du *Pyrola rotundifolia*.

II. — ERICACÉES

Nous avons étudié, avec toute la précision possible, selon le matériel que nous avons pu rassembler, le mode de formation de l'embryon chez plusieurs espèces qui se rapportent aux quatre sous-familles reconnues par O. DRUDE [34] chez les Ericacées : A. Les *Rhododendroïdées*, à capsule septicide ; B. Les *Arbutoidées*, dont le fruit est une baie ou une capsule loculicide ; C. Les *Vacci-*

nioidées, à ovaire infère ; *D.* Les *Ericoïdées*, à capsule loculicide et corolle persistante.

A. RHODODENDROÏDÉES

1^o Embryogénie du *Rhododendron ferrugineum* L. (Pl. III) [127]. — Comme représentant de la tribu des Rhododendrées, à corolle gamopétale zygomorphe, nous avons choisi le *Rhododendron ferrugineum* L., car nous avons pu faire une ample récolte d'échantillons de cette plante près du col du Lautaret, dans des stations *naturelles* où elle fleurit et fructifie abondamment. Dans cette espèce, l'embryon prend un développement normal ; comme chez beaucoup d'Ericacées, il est cylindrique et les cotylédons sont assez petits, mais toutes les parties du corps embryonnaire sont aisément reconnaissables.

La cellule apicale, *ca*, du proembryon bicellulaire (fig. 1) se divise transversalement en deux cellules, *cc* et *cd* (fig. 2) ; puis, *cb* donne également deux cellules superposées, et ces quatre éléments forment une tétrade *première* linéaire en C_2 (fig. 3). Les cellules issues de *cb* ne donnent naissance qu'à un très petit nombre d'éléments qui forment la partie inférieure du long suspenseur filamenteux ; elles n'interviennent en aucune façon dans la construction de l'embryon proprement dit.

La cellule *cd*, se divise en deux éléments superposés, *m* et *ci*, tandis que la cellule *cc* donne deux éléments juxtaposés : il se forme ainsi, à partir de la cellule apicale, *ca*, une tétrade *seconde* en A_2 (fig. 4). L'étage inférieur, *ci*, de cette tétrade *seconde*, engendre deux cellules, *n* et *n'*, (fig. 5 et 6) dont la première *n* forme le primordium de la coiffe ; l'inférieure, *n'*, donne naissance à la plus grande partie du suspenseur (fig. 14 à 18). La cellule *n* se divise aussi parfois en deux éléments superposés, *n*₁ et *n*₂ (fig. 14), dont l'inférieur contribue à l'édification du suspenseur.

Les deux cellules juxtaposées de l'étage supérieur, *cc*, de la tétrade *seconde* forment quatre quadrants, *q*, situés dans un même plan horizontal (fig. 7 et 8), puis deux étages d'octants, *l* et *l'* (fig. 9, 10 et 11). Les octants supérieurs, *l*, donnent naissance à la région cotylée *sensu lato* : ils prennent d'abord des cloisons périclines qui isolent très tôt le dermatogène (fig. 12, 13 et 14) ; plus tard s'individualisent la partie cotylée *sensu stricto* et l'épicotyle (fig. 28 et 29). Les octants inférieurs, *l'*, forment la plus grande partie de la région hypocotylée : des cloisons verticales isolent d'abord le dermatogène (fig. 12, 13 et 14) ; le périblème et le plérome se différencient souvent de façon très précoce, lorsque *l'* n'a encore qu'une hauteur de cellules (fig. 21 et 22) ; mais on

assiste parfois aussi à la division préalable de l' en deux couches de cellules superposées (fig. 16).



Pl. III, Fig. 1 à 29. — *Rhododendron ferrugineum* L. Les principales étapes du développement de l'embryon. Gr. : 340.

La cellule intermédiaire, *m*, de la tétrade *seconde* se divise, plus ou moins tôt, en deux, puis quatre éléments juxtaposés (fig. 11 et 12) ; des cloisons périchlines délimitent ensuite (fig. 14 à 18), vers l'extérieur, le dermatogène, vers l'intérieur, quatre éléments

circumaxiaux qui donneront naissance aux initiales de la stèle (*icc*) et de l'écorce (*iec*) de la racine par l'un ou l'autre des deux processus suivants : 1° dans certains cas, une cloison transversale (fig. 19) isole une cellule inférieure, *iec*, et une cellule supérieure : celle-ci se divise ensuite verticalement pour donner, vers l'axe, les initiales du plérome de la racine (*icc*) et, vers l'extérieur, les éléments inférieurs du périblème (fig. 20) ; 2° dans d'autres cas, qui semblent les plus fréquents, les initiales du plérome, *icc*, sont isolées d'emblée par une cloison en verre de montre (fig. 21, 23, 24 et 25), comme il est de règle chez le *Samolus Valerandi* L. [100] Les éléments périphériques de l'étage *m* contribuent à la formation des parties latérales de la coiffe.

Ce mode de développement est tout à fait voisin de celui du *Samolus Valerandi* ; on remarque cependant une certaine variabilité dans l'origine de la coiffe et dans le mode de formation des initiales de l'écorce et de la stèle de la racine. On constate aussi l'indépendance de l'ordre des segmentations dans les différents étages : la première cloison dans l'élément *m*, par exemple, peut apparaître avant les quadrants (fig. 6), ou bien seulement lorsque se forment les octants (fig. 9 et 10) ; mais les destinées de chacun des étages issus de la tétrade *seconde* restent les mêmes et sont bien déterminées.

Le *Rhododendron ferrugineum* se range dans la deuxième période de la classification embryogénique, puisque la cellule basale du procambryon bicellulaire n'intervient nullement dans la construction de l'embryon proprement dit. Il présente une tétrade *première* en **C**₂ et une tétrade *seconde* en **A**₂, et se classe ainsi dans le neuvième groupe embryogénique. Il appartient au mégarchétype III d'après les destinées de la cellule *cd*, fille inférieure de *ca*, qui sont représentées par l'égalité :

$$cd = 1/2phy + iec + icc + co + s \text{ (en partie).}$$

De même que le *Pyrola rotundifolia*, cette espèce se rattache à l'archétype du *Samolus Valerandi*.

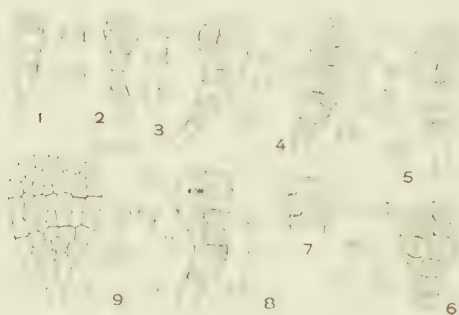
2° Embryogénie du *Ledum palustre* L. (Pl. IV) [137] — La tribu des Lécées est caractérisée par sa fleur dialypétale et actinomorphe. Nous avons observé avec précision tous les principaux stades du développement de l'embryon chez le *Ledum palustre* L. grâce au matériel fourni en abondance par M. le Dr STEN AHLNER et M. le Dr T. E. HASSELROT du *Naturhistoriska Riksmuseet* de Stockholm. Les récoltes ont été faites dans un bois de Pins à sol marécageux, où cette plante pousse spontanément en grande abondance, près du lac Rönjön (Uppland-Suède).

La cellule basale, *cb*, du procambryon bicellulaire (fig. 1) donne uniquement naissance à la partie inférieure du suspenseur : comme

lato ; les octants inférieurs, *l'*, assurent l'édification de la région hypocotylée dont les trois histogènes sont isolés très tôt (fig 13 à 17). La partie inférieure de l'hypocotyle, avec les initiales de la stèle et de l'écorce au sommet radiculaire, est formée par l'étage intermédiaire, *m*, de la tétrade seconde ; cet étage fournit également les parties latérales de la coiffe dont la partie centrale est issue de l'élément inférieur, *ci*, de la tétrade seconde, plus précisément de *n*, cellule-fille supérieure de *ci*. Nous n'avons jamais observé ici de division préalable de *n* comme il s'en rencontre chez le *Rhododendron* : à cela près, le mode de développement de l'embryon est identique chez ces deux espèces.

D'après la *disposition* de ses premiers blastomères en tétrade première linéaire puis en tétrade seconde en **A₂**, le *Ledum palustre*, comme le *Rhododendron ferrugineum*, vient se placer dans le 9^e groupe embryogénique. D'après les *destinées* des trois étages de la tétrade seconde, il se rattache au mégarchétype III : il appartient donc à la famille embryogénique dont le *Samolus Valerandi* est le chef de file.

3^o Embryogénie du *Loiseleuria procumbens* Desv. (Pl. V). — Parmi les Phyllodocées, à corolle gamopétale actinomorphe, le *Loiseleuria* se distingue par son androcée à un seul cycle d'étamines, insérées sur la corolle et dont les anthères s'ouvrent par



Pl. V Fig. 1 à 9. — *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. Formes embryonnaires caractéristiques. Gr. : 340 ; 220 en 9.

des fentes longitudinales. Le gynécée est réduit à trois ou même à deux carpelles. Ce genre monotypique, rare en France, se rencontre à Chamrousse où nous avons récolté des échantillons, un peu insuffisants pour une étude embryonomique tout à fait complète, mais qui nous ont permis néanmoins d'établir des résultats très nets.

Les fig. 1 et 2 représentent le proembryon bicellulaire et le début de la formation de la tétrade première. En 3, la tétrade seconde, en A_2 est formée à partir de ca . En 4, l'étage m montre déjà deux éléments juxtaposés, tandis que l'étage ci s'est divisé en deux cellules superposées, n et n' , dont l'inférieure, n' , contribue avec cb à l'édification du suspenseur. Les deux éléments juxtaposés de cc engendrent quatre quadrants circumaxiaux (fig. 5 et 6). En 7 et 8, nous assistons à la division de ces quadrants qui vont donner naissance à deux étages d'octants, l et l' . Il nous a été impossible de suivre pas à pas les segmentations successives du proembryon faute de matériel convenable, mais la fig. 9 indique que les destinées des différents étages édifiés en 8, sont les mêmes que chez les deux espèces précédemment décrites.

Conclusions sur les Rhododendroïdées. — Les espèces étudiées qui représentent les trois tribus de cette sous-famille diffèrent par de nombreux caractères de morphologie florale, mais leur parenté profonde est manifeste car elles montrent toutes exactement le même mode de développement de l'embryon : dans le tableau des espèces de la deuxième période, (tableau II, p. 25), elles se placent dans le 9^e groupe (tétrade seconde en A) et appartiennent au mégarchétype III, défini par la formule :

$$cd=1/2phy+icc+iec+co+s \text{ (en partie).}$$

Elles se rattachent donc toutes à la famille embryogénique dont le *Samolus Valerandi* est le chef de file [113].

B. ARBUTOÏDÉES.

1^o Embryogénie du *Gaultheria Shallon* Pursh. (Pl. VI) [133]. — Le *Gaultheria* est un représentant de la tribu des Gaulthériées caractérisé par le développement de son calice charnu qui entoure le fruit. Un spécimen, originaire d'Amérique du Nord, a remarquablement bien fleuri et fructifié au printemps 1958 dans la rocaille du Jardin alpin du Muséum d'Histoire naturelle de Paris où nous avons été autorisée à prélever des échantillons.

Le zygote est divisé par des cloisons transversales en deux puis en quatre cellules qui forment une tétrade première linéaire en C_2 (fig. 2). La cellule basale, cb , du proembryon bicellulaire (fig. 1) engendre un certain nombre d'éléments superposés qui constituent uniquement la partie inférieure du suspenseur, tandis que la cellule apicale, ca , donne naissance à une tétrade seconde en A_2 (fig. 3 et 4). La cellule inférieure, ci , de cette tétrade seconde se divise en deux éléments, n et n' : l'inférieur, n' , forme la partie supérieure du suspenseur ; l'élément supérieur, n , donne naissance

à la partie médiane de la coiffe (fig. 19). La cellule intermédiaire, *m*, de la tétrade seconde se divise en deux puis en quatre cellules juxtaposées (fig. 5 à 8). Ensuite, des cloisons périclines (fig. 9, 10 et 11) délimitent le dermatogène et les éléments d'où proviennent les initiales de la stèle et de l'écorce de la racine, par les mêmes processus que nous avons déjà observés et décrits chez le *Rhododendron ferrugineum*. Comme chez cette dernière espèce, également,



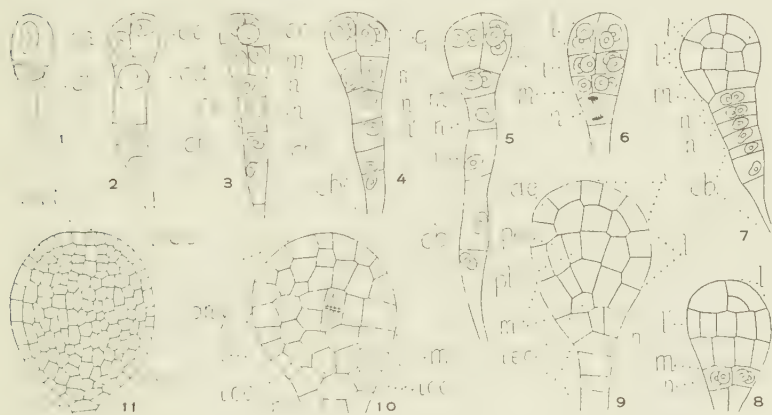
Pl. VI. Fig. 1 à 21. — *Gaultheria Shallon* Pursh. Les principaux stades du développement embryonnaire. Gr. : 220 ; 22 (fig. 21 schéma de l'embryon dont la base est dessinée en 20).

l'étage supérieur, *cc*, de la tétrade seconde engendre les quadrants, *q* (fig. 5), puis deux étages d'octants (fig. 8) dont la formation, à partir des quadrants, est bien démontrée par les fig. 6 et 7. Les octants supérieurs engendrent la partie cotylée (fig. 8 à 19) et les octants inférieurs, la région hypocotylée. Ce mode de développement est absolument identique à celui que nous avons décrit chez le *Rhododendron ferrugineum*.

2^e Embryogénie du *Gaultheria ovalifolia* A. Gray (d'après Y.L. Chou [11]). — Dans son étude « *Floral morphology of three species of Gaultheria* », Y.L. Chou figure, à propos du développement de l'embryon de *Gaultheria ovalifolia* A. Gray, quelques stades

qui montrent bien l'appartenance de cette espèce à la deuxième période de la classification embryogénique ; ces dessins semblent indiquer l'existence d'une tétrade seconde linéaire en C_2 (loc. cit. fig. 66, p. 210) conduisant à la formation de quadrants en deux dyades superposées (fig. 68) qui donneraient ensuite directement les deux étages d'octants. Le *Gaultheria opatifolia* appartiendrait alors au onzième groupe et non pas au neuvième comme le *G. Shal-lon* ; mais nous n'avons aucune indication sur le mégarchétype auquel il se rattache et qui peut fort bien être toujours le troisième.

3° Embryogénie de l'*Andromeda polifolia* L. (Pl. VII). — Cette espèce appartient à la tribu des Andromédées dont le fruit est une capsule loculicide surmontant un calice peu développé. Le matériel, récolté *in situ* en Savoie, s'est malheureusement montré un peu insuffisant pour permettre l'observation de tous les



Pl. VII. Fig. 1 à 11. — *Andromeda polifolia* L. Divers stades embryonnaires. Gr. : 300 ; 200 en 11.

premiers stades du développement de l'embryon : la fig. 2 représente un proembryon à quatre étages, très vraisemblablement issu d'une tétrade première linéaire en C_2 , qui se serait formée à partir du proembryon bicellulaire (fig. 1). Cette même fig. 2 laisse prévoir la formation d'une tétrade seconde en A , puisque l'étage cc comprend déjà deux cellules juxtaposées, tandis que cd est encore indivis. Il est manifeste, d'après la fig. 3, que la tétrade seconde est en A_2 et non pas en A_1 : au stade figuré en 3, en effet, cd a déjà donné naissance à quatre éléments en trois étages ; deux de ces éléments sont situés côte à côte dans l'étage m (étage intermé-

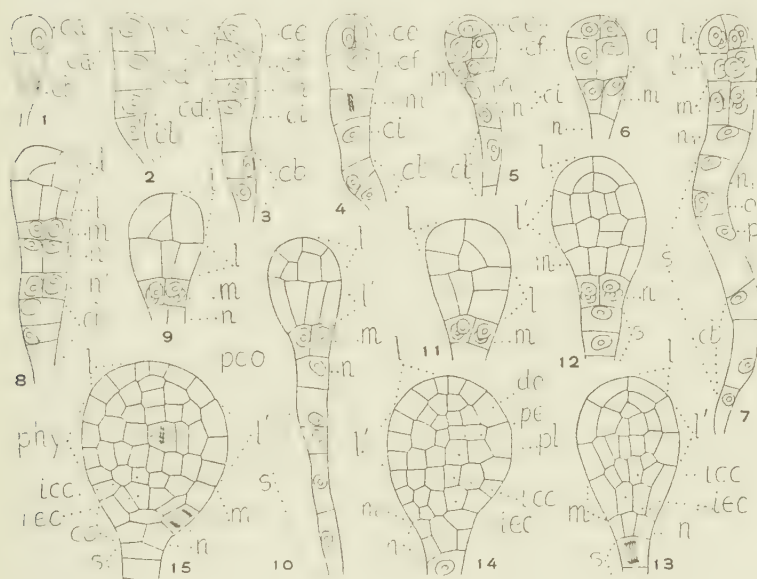
diaire de la tétrade seconde) tandis que les deux autres, n et n' , proviennent de ci (étage inférieur de la tétrade seconde). Dans l'étage supérieur, cc , se forment les quadrants : on aperçoit (fig. 3) un noyau, encore non divisé, situé en avant du plan de figure, tandis que, derrière lui, sont représentés deux quadrants, déjà formés, dont les noyaux apparaissent lorsque l'on fait varier un peu la mise au point. La fig. 4 montre les quatre quadrants juxtaposés dans l'étage cc . Puis, nous assistons à la division de l'un d'entre eux en deux octants superposés (fig. 5), tandis que les autres quadrants sont encore indivis. En 6, les deux étages d'octants, l et l' , sont bien individualisés, l'étage m se cloisonne pour former quatre cellules circumaxiales et la cellule n , fille supérieure de ci , se partage en deux éléments superposés, n_1 et n_2 , comme cela arrive parfois aussi chez le *Rhododendron*. Les fig. 7 à 11 montrent que les destinées des étages l , l' , m et n sont les mêmes que chez cette dernière espèce ; l'étude attentive que nous avons faite des stades observés démontre que ces étages ont des origines identiques chez l'*Andromeda polifolia* et chez le *Rhododendron ferrugineum*.

4° Embryogénie du *Cassiope hypnoides* (L.) Don (d'après B.F. PALSER [75]). Les premières segmentations du zygote qui sont représentées par B.F. PALSER (loc. cit. p. 54, fig. 9 à 12) conduisent à la formation de la tétrade première en C_2 et la fig. 12 (*L.c.*) indique, très vraisemblablement, que les éléments issus de cb constitueront uniquement le suspenseur : cette espèce appartiendrait dans ce cas à la deuxième période de la classification embryogénique, mais rien ne permet de l'affirmer car le développement ultérieur n'a pas été envisagé.

5° Embryogénie de l'*Arctostaphylos Uva-ursi* L. (Pl. VIII). — L'Arbousier ne s'étant pas montré un matériel d'études très favorable, nous nous sommes adressée au Raisin d'ours pour observer le mode de développement de l'embryon dans la tribu des Arbutées, qui est caractérisée par une baie, granuleuse ou lisse, surmontant un calice peu développé. Il a fallu rassembler un matériel très important pour pouvoir déterminer le type embryonomique de cette espèce, étant donnés le fort pourcentage d'avortements et la difficulté d'obtenir des coupes d'ovule bien orientées, comme toutes les fois que le fruit étudié est une baie. Trois étés de suite, nous avons récolté des échantillons, tantôt dans les Alpes du Dauphiné, tantôt dans la région d'Orédon (Hautes-Pyrénées).

Nous avons pu nous convaincre, par de très nombreuses observations, que la tétrade première en C_2 (fig. 2), issue du procembryon

bicellulaire (fig. 1), donne naissance à une *tétrade seconde linéaire* en C_2 (fig. 3) et non pas à une tétrade seconde en A_2 , comme c'est le cas chez le *Rhododendron*. Les fig. 4, 5 et 6 montrent la formation des quadrants en deux dyades superposées, par bipartition des deux éléments *ce* et *cf* qui sont issus de *cc* ; c'est tantôt *ce* (fig. 4), tantôt *cf* (fig. 5) qui se divise le premier ; en même temps, la cellule *m* se segmente en deux éléments juxtaposés (fig. 4, 5 et 6). En 7, se forment les deux étages d'octants, *l* et *l'*, à partir des deux étages de quadrants, *ce* et *cf* (un des noyaux de l'étage *cf* ne s'est pas encore divisé). L'étage *m* comprend, à ce moment, quatre



Pl. VIII. Fig. 1 à 15. — *Arctostaphylos Uva-ursi* L. Les principales étapes du développement proembryonnaire. Gr. : 340.

cellules circumaxiales et l'étage *ci*, quatre éléments superposés (n_1 , n_2 , o et p) dont les inférieurs contribuent à l'édification du long suspenseur. Dans le proembryon figuré en 8, l'étage *ci* comprend également quatre éléments, mais qui sont groupés en deux dyades (n et n'). Aux stades ultérieurs, il est difficile de déterminer si ce sont tous les descendants de n ou seulement ceux de n_1 qui engendrent le primordium de la coiffe, *co*. La même question s'est déjà posée pour le *Rhododendron ferrugineum* et elle est restée sans réponse ; dans tous les cas, les destinées des étages fondamentaux

issus de la tétrade seconde sont les mêmes chez l'*Arctostaphylos* (fig. 8 à 15) et chez le *Rhododendron*, bien que les dispositions des premiers blastomères soient différentes.

On pourrait, il est vrai, être tenté de voir, dans la fig. 4, une tétrade en A_2 , mais le Principe de la correspondance des formes (R. SORÈGES [111]) doit nous guider dans l'interprétation de nos observations : la fig. 7 représente sans aucun doute les deux étages d'octants, l et l' , qui sont formés à la quatrième génération : à la génération précédente doivent donc apparaître les quadrants (fig. 6, 5 et 4) ; la tétrade se produit à la deuxième génération (fig. 3) ; enfin, à la première génération, prend naissance la forme bicellulaire (fig. 2), par division de la cellule *ca* à laquelle s'appliquent ici les lois embryogéniques, car nous sommes dans la deuxième période de la classification.

Dans cette deuxième période, l'*Arctostaphylos Uva-ursi* appartient au mégarchétype III, comme le *Rhododendron ferrugineum*, mais au onzième groupe embryogénique et non pas au neuvième comme cette dernière espèce.

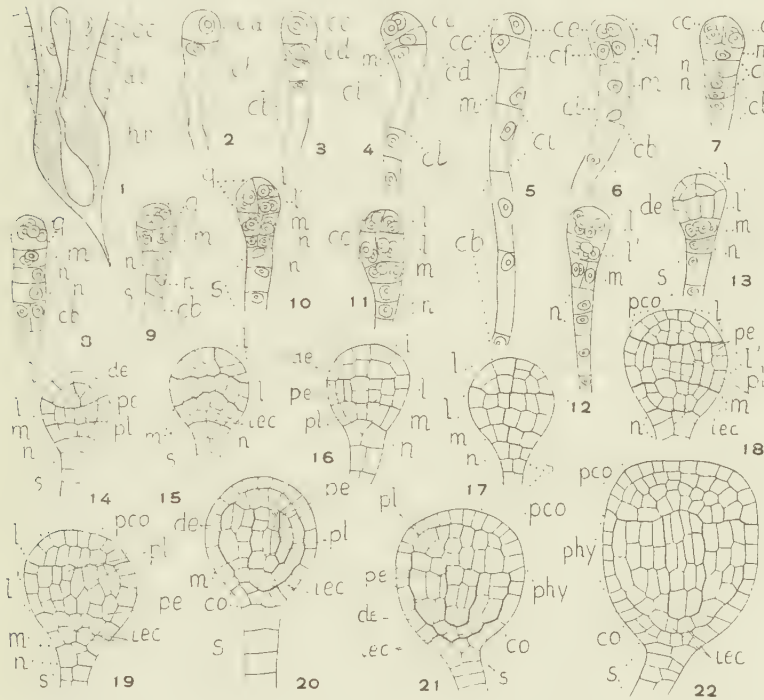
Conclusions sur les Arbutoïdées. — Toutes les espèces que nous avons étudiées, dans cette sous-famille, se rapportent au même mégarchétype III de la deuxième période de la classification embryogénique, qui caractérise également les *Rhododendroïdées*. Cependant, les unes appartiennent, comme le *Rhododendron*, au 9^e groupe embryogénique, défini par une tétrade seconde en A_2 , les autres se rattachent au 11^e groupe puisque leur tétrade seconde est en C_2 et que les quadrants s'organisent comme dans une tétrade troisième en A_1 . Ainsi, les lois qui président aux dispositions des premiers blastomères varient dans une certaine mesure : chez les espèces du 11^e groupe (*Arctostaphylos Uva-ursi* et probablement *Gaultheria ovatifolia*), les étages l , issu de *ce*, et l' , issu de *cf*, qui engendrent respectivement les régions cotylée et hypocotylée, s'individualisent plus tôt que chez les autres espèces qui appartiennent au 9^e groupe. Mais une fois ces étages formés, leurs destinées sont les mêmes dans tous les cas envisagés.

C. VACCINOÏDÉES

1^o Embryogénie du *Vaccinium Myrtillus* L. (Pl. IX) [130].
— Les difficultés que nous avons rencontrées dans l'étude de l'*Arctostaphylos Uva-ursi* se retrouvent ici, comme chez toutes les espèces dont le fruit est une baie. Il nous a fallu faire de très abondantes récoltes de Myrtilles, trois années de suite, dans différentes

stations naturelles (Dauphiné, Hautes-Pyrénées, Velay et forêt de Villers-Cotterets) pour pouvoir mener à bien cette étude.

Comme chez les autres *Ericacées*, l'albumen se divise rapidement, après la fécondation ; l'œuf reste d'abord dans la chambre micropylaire, facile à distinguer par l'aspect de sa paroi de la cavité principale du sac embryonnaire dont elle est séparée par un étranglement de plus en plus marqué. Puis, le zygote s'allonge,



Pl. IX. Fig. 1 à 22. — *Vaccinium Myrtillus* L. Les principaux stades du développement embryonnaire. En 1, allongement du zygote, oo, qui sort de l'haustorium micropylaire, hm, et se glisse entre les cellules de l'albumen, al. En 5 et 6, cas exceptionnels de tétrade seconde linéaire et de quadrants, q, en deux dyades superposées, ce et cf. Gr. : 270 ; 180 pour la fig. 1.

sa région apicale, contenant le noyau, se glisse au milieu des cellules d'albumen et traverse l'étranglement qui limite l'haustorium micropylaire (fig. 1). Une première division transversale sépare alors une cellule apicale, ca, et une cellule basale, cb (fig. 2). La cellule basale engendre seulement un petit nombre d'éléments superposés qui constituent la partie inférieure du suspenseur,

On assiste à la formation d'une tétrade première en C_2 (fig. 3) et d'une tétrade seconde en A_2 (fig. 4), dont l'étage supérieur, cc , engendre quatre quadrants circumaxiaux (fig. 7, 8 et 9) puis deux étages d'octants (fig. 10, 11 et 12). Ce processus est le plus fréquemment observé chez la Myrtille : cependant, nous avons rencontré exceptionnellement une tétrade seconde en C_2 représentée fig. 5. La fig. 6 peut alors s'interpréter comme montrant les quadrants en deux dyades superposées tels que nous les avons décrits chez l'*Arctostaphylos*, et chaque étage d'octants (fig. 11 et 12) proviendrait de la dyade de quadrants correspondante. Quoi qu'il en soit, les destinées des quatre étages, l , l' , m et ci issus de la tétrade seconde sont, comme le montrent les fig. 11 à 22, les mêmes chez la Myrtille et chez toutes les Ericacées citées dans les pages qui précèdent. Tout au plus peut-on indiquer que nous n'avons jamais observé ici, dans l'étage m , de cloison en verre de montre qui isole d'emblée les initiales de la stèle au sommet radulaire.

Ainsi, le *Vaccinium Myrtillus* appartient-il au même mégarchétype III que le *Rhododendron ferrugineum* et, en règle générale, comme ce dernier, au 9^e groupe embryogénique. Exceptionnellement, certains individus se rattachent au 11^e groupe, comme l'*Arctostaphylos Uva-ursi* et le *Gaultheria ovatifolia*.



Pl. X. Fig. 1 à 16. — *Vaccinium uliginosum* L. Stades caractéristiques du développement de l'embryon. Gr. : 330.

2° Embryogénie du *Vaccinium uliginosum* L. (Pl. X). — En présence de cette irrégularité dans le développement de la Myrtille, nous avons voulu étudier un autre *Vaccinium* et nous avons récolté, en grande quantité, l'Airelle des marais dans différentes stations naturelles des Alpes et du Massif Central.

Cette espèce appartient indubitablement à la deuxième période, avec une tétrade première en C_2 (fig. 2) issue du proembryon bicellulaire (fig. 1). Nous n'avons malheureusement pas pu observer la tétrade seconde, mais les octants figurés en 5 proviennent assurément, d'après le « Principe de la correspondance des formes », des quadrants figurés en 4 et en 3 : ceux-ci, disposés en deux dyades superposées, *ce* et *cf*, tirent très vraisemblablement leur origine d'une tétrade seconde en C ; cette tétrade serait en C_2 , d'après la fig. 3. Les fig. 6 à 16 montrent clairement la succession des divisions à partir du stade des octants : comme chez la Myrtille et le Rhododendron, les octants supérieurs, *l*, engendrent la région cotylée, les octants inférieurs, *l'*, la partie hypocotylée ; les initiales de la stèle et de l'écorce de la racine sont issues de *m* et le primordium de la coiffe tire son origine de la cellule-fille supérieure de *ci*, tandis que la cellule-fille inférieure de *ci* donne naissance à la plus grande partie du suspenseur. Cette espèce appartient donc aussi au mégarchétype III, mais, très probablement, au 11^e groupe et non pas au 9^e comme la plupart des Myrtilles.

Conclusions sur les Vaccinioïdées. — Nous n'avons pas pu nous procurer de représentants de la tribu des Thibaudiées. Quant aux autres Vacciniées que nous avons récoltées (*Vaccinium Vitis-Idæa*, *Orycoccus palustris* et *Gay Lussacia buxifolia*) elles ne nous ont pas permis de faire des observations embryogéniques valables.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il apparaît donc que les Vaccinioïdées appartiennent au même mégarchétype que les Rhododendroïdées et les Arbutoïdées, mais que, la tétrade seconde étant soit en A_2 , soit en C_2 , elles se rattachent soit au 9^e, soit au 11^e groupe embryogénique ; ce fait a déjà été constaté chez les Arbutoïdées.

D. ERICOÏDÉES

1° Embryogénie de l'*Erica Tetralix* L. (Pl. XI) [136]. — Nous avons pu faire une étude très complète du mode de développement de l'embryon chez l'*Erica Tetralix*, en récoltant nos échantillons dans le Jardin botanique de la Faculté de Pharmacie de Paris.

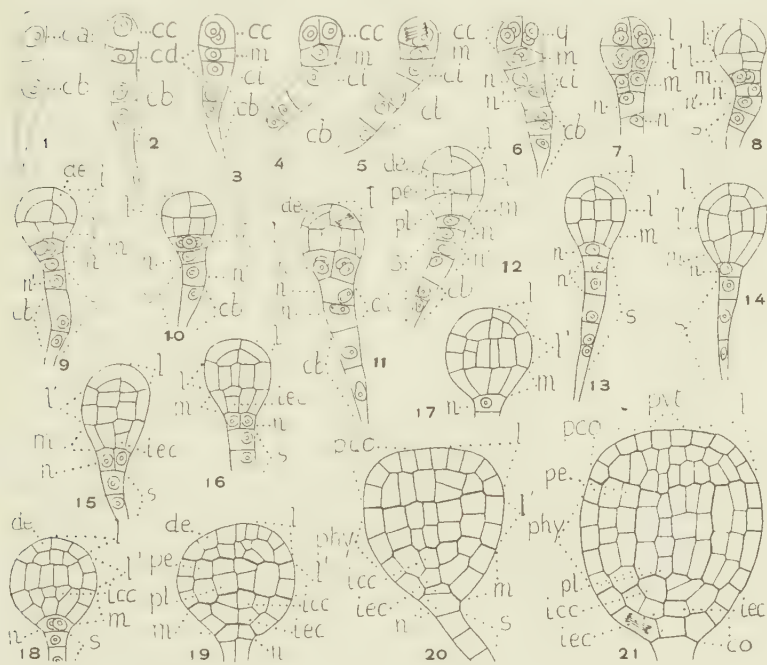
Les figures reproduites ici montrent clairement la succession des premières segmentations : proembryon bicellulaire (fig. 1), divi-

radiculaire s'individualisent très souvent par une cloison oblique (fig. 21, 22, 23, 24), comme chez le *Rhododendron*.

Ainsi, l'*Erica Tetralix* se rapporte au mégarchétype III et au 9^e groupe embryogénique, comme le *Rhododendron ferrugineum*.

2^o Embryogénie du *Calluna vulgaris* Salisb. (Pl. XII) [139].

— Le genre *Calluna* fut créé en 1802, par SALISBURY pour désigner l'*Erica vulgaris* de LINNÉ, qui se distingue des autres Bruyères



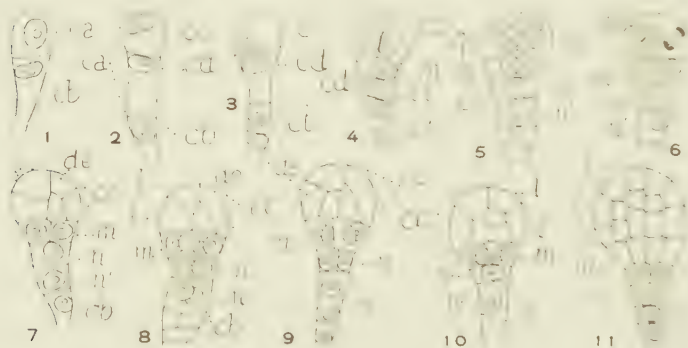
Pl. XII. Fig. 1 à 21. — *Calluna vulgaris* Salisb. Les principaux termes du développement embryonnaire. Gr. : 330.

par son calice pétaloïde plus long que la corolle et sa capsule à déhiscence septicide. Tous les systématiciens rangent néanmoins les deux genres *Calluna* et *Erica* dans la même tribu, celle des Ericées. Connaissant le mode de développement de l'embryon chez un *Erica*, nous avons voulu l'étudier chez la *Calluna*, et nous avons obtenu des résultats identiques dans les deux cas comme le montrent les fig. 1 à 21 que nous n'analyserons pas en détail pour éviter des redites. La seule remarque intéressante concerne le mode de formation des initiales au sommet radiculaire : comme

chez les autres *Ericaceae*, elles se forment aux dépens des quatre cellules circumaxiales de l'étage *m*, après isolement du dermatogène (fig. 13 à 19) ; ces initiales s'individualisent parfois d'emblée par une cloison oblique (fig. 18 à droite, 19 à gauche) ; souvent aussi, il apparaît une première cloison horizontale (fig. 15 et 16) et la cellule-fille supérieure prend ensuite une cloison verticale (fig. 18 à gauche, 19, à droite). Enfin, chez plusieurs *Ericacées*, nous avons pu observer, dans ce processus de différenciation de *icc* et *iec*, la formation d'une première cloison verticale (par ex. Pl. XI, fig. 20 et 22 à droite) ; ce cas ne s'est pas présenté chez la *Callune*, ce qui indiquerait, d'après R. SOUTÈGES [108] (p. 70), un plus haut degré de spécialisation chez cette espèce que chez l'*Erica Tetralix*.

3° Embryogénie du *Bruckenthalia spiculiflora* Rehb. (Pl. XIII).

— Le *Bruckenthalia* est un genre monotypique, localisé en Europe centrale où il remplace la *Callune*. Nous avons pu en faire une



Pl. XIII. Fig. 1 à 11. — *Bruckenthalia spiculiflora* Rehb. Formes proembryonnaires caractéristiques. Gr. : 360.

bonne récolte au Jardin alpin du Museum d'Histoire naturelle de Paris ; malheureusement, notre matériel ne comportait pas de stades assez âgés pour permettre de préciser le mode exact de formation des initiales ; la fig. 11 indique seulement qu'elles proviennent, sans aucun doute, de l'étage *m*.

Une tétrade première en C_2 (fig. 2 et 3) s'édifie à partir du procmbryon bicellulaire (fig. 1). La tétrade seconde (fig. 4) est en A_2 , comme chez le *Rhododendron* ; dans la fig. 5, s'observent les quatre quadrants circumaxiaux, formés à partir de l'étage supérieur, *cc*, de cette tétrade seconde ; ainsi que nous l'avons constaté

déjà de nombreuses fois, au cours de ce travail, les deux cellules-sœurs, *cc* et *cd*, filles de *ca*, ont, à ce stade (fig. 5), engendré chacune le même nombre d'éléments : *cc* a donné naissance aux quatre quadrants, tandis que *cd* a également subi deux divisions successives pour former deux cellules juxtaposées en *m* et deux cellules superposées en *ci*.

A partir des quadrants, ne se forment jamais les deux étages d'octants classiques que nous avons observés jusqu'ici chez toutes les Ericacées : il apparaît au contraire, dans *chaque quadrant*, une *cloison péricleine* qui isole d'emblée le dermatogène de la région cotylée comme de la partie hypocotylée (fig. 6). Parfois, on observe dans l'un des quadrants une cloison transversale (fig. 7 et 8 à gauche) qui suggère la division en octants superposés, mais les quadrants frères du même embryon montrent une cloison péricleine. Après l'apparition des premières parois radiales du dermatogène et des premières cloisons transversales dans les cellules internes (fig. 9, 10 et 11), s'individualisent deux étages pluricellulaires, *l* et *l'* (fig. 11), qui auront très vraisemblablement les mêmes destinées que s'ils étaient issus de deux étages d'octants, comme chez le *Rhododendron* et toutes les autres Ericacées que nous avons pu étudier.

Conclusions sur les Ericoïdées. — Nous ne pouvons rien préjuger en ce qui concerne la tribu des Salaxidées dont aucun échantillon n'a pu être étudié. Dans la tribu des Ericées, nous avons constaté l'identité du développement de l'embryon chez le *Calluna* et l'*Erica*, tout au moins chez l'*Erica Tetralix* et l'*Erica cinerea* (nous ne donnons aucune figure de cette dernière espèce, les échantillons examinés ne présentant aucune particularité digne de remarque). Le *Bruckenthalia* se rattache au même mégarchétype III que les autres espèces d'Ericacées étudiées et il appartient au même groupe embryogénique que l'*Erica* et le *Calluna*, le 9^e groupe, caractérisé par la tétrade seconde en **A**. Il présente toutefois, une particularité très importante qui peut être considérée comme un signe de moindre évolution puisque les étages *l* et *l'*, qui sont à l'origine respectivement de la région cotylée et de la région hypocotylée, se séparent bien plus tardivement que chez la majorité des Ericacées. Cependant ce mode d'individualisation du dermatogène, par divisions péricleines dès le stade des quadrants, indique une *différenciation très précoce* de certains blastomères, dès la 4^e génération (R. SOUÈGES [116], ce qui représente un stade évolutif très rarement atteint chez les Angiospermes.

CONCLUSIONS SUR LA FAMILLE DES ERICACÉES

Nous avons étudié le mode de développement de l'embryon chez divers représentants des principales tribus reconnues par O. DRUDE [34] dans les quatre sous-familles d'Ericacées. Toutes les espèces envisagées appartiennent à la deuxième période de la classification embryogénique ; c'est-à-dire que la cellule basale, *cb*, du proembryon bicellulaire n'intervient nullement dans la construction de l'embryon proprement dit. Toutes ces espèces, également, se rattachent au mégarchétype III, puisque les destinées de la cellule *cd*, fille inférieure de *ca*, sont exprimées par l'égalité :

$$cd = 1/2phy + icc + iec + co + s \text{ (en partie).}$$

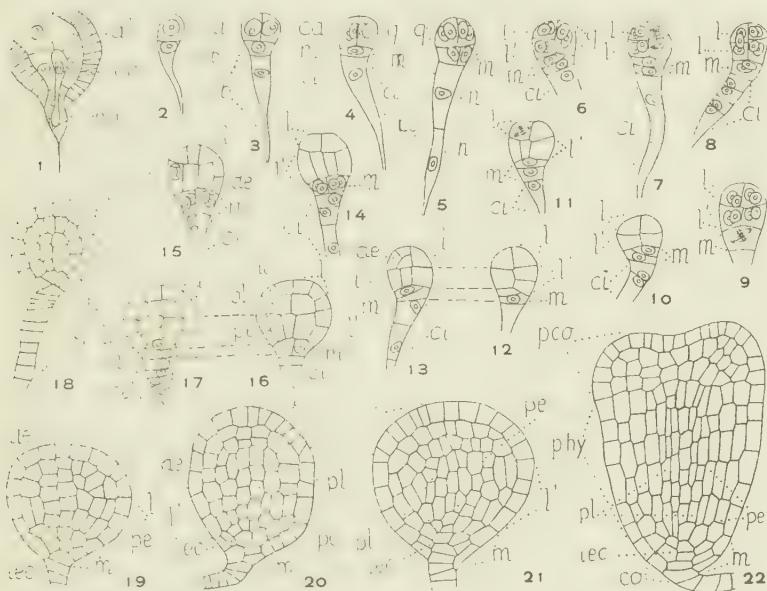
Il y a là une très nette confirmation de la parenté profonde de ces diverses espèces, malgré les importantes variations qu'elles présentent dans leur morphologie. Cependant, elles ne se rangent pas toutes dans la même case du tableau des espèces de la deuxième période : en effet, si la plupart, avec le *Rhododendron*, se placent dans le 9^e groupe, puisqu'elles procèdent d'une tétrade seconde en **A**₂, certaines espèces (*Arctostaphylos Uva-ursi*, *Vaccinium uliginosum*) ou certains individus d'une même espèce (*Vaccinium Myrtillus*) font partie du 11^e groupe, car leur tétrade seconde est en **C**₂ et leur tétrade troisième, en **A**₂. Enfin, le *Bruckenthalia spiculiflora*, s'il appartient bien au 9^e groupe comme le *Rhododendron ferrugineum*, se distingue de toutes les autres espèces étudiées par la formation de cloisons périclines qui isolent le dermatogène dès le stade des quadrants, sans qu'il se forme d'octants véritables. Les étages *l* et *l'* qui sont à l'origine des régions cotylée et hypocotylée se séparent alors plus tardivement que chez l'archétype.

III. — CLÉTHRACÉES

Embryogénie du *Clethra alnifolia* L. (Pl. XIV) [138]. — Nous avons pu déterminer le type embryonomique de cette espèce grâce à l'abondant matériel qui nous a été adressé de Coïmbre par M. le Professeur A. FERNANDES.

La première division du zygote (fig. 2) n'intervient que lorsqu'il est déjà sorti de l'haustorium micropylaire (fig. 1). Fig. 3, apparaît une tétrade en **A**₂, dont l'étage inférieur, *ci*, donne naissance au suspenseur, *s* (fig. 3 à 18). Les deux cellules juxtaposées de l'étage supérieur, *ca*, de la tétrade engendrent quatre quadrants circumaxiaux (fig. 4 et 5), puis deux étages d'octants, *l* et *l'* (fig. 6 à 9). Les octants supérieurs, *l*, donnent naissance à la partie cotylée

sensu lato : les octants inférieurs, *l'*, forment la région hypocotylée, *phy*, dans son ensemble, y compris les initiales de la stèle au sommet radulaire, *tec*. Les fig. 12 et 13, qui représentent deux coupes successives du même embryon, indiquent l'apparition simultanée de divisions verticales et horizontales dans cet étage ; de même, les fig. 16 et 17 montrent la séparation des trois histogènes tandis que l'étage s'accroît en hauteur.



Pl. XIV. Fig. 1 à 22. — *Clethra alnifolia* L. Les principaux stades du développement de l'embryon. En 1, oospore sortant de l'haustorium micro-pylaire, *hm*. En 12 et 13, deux coupes successives du même embryon; de même en 16 et 17. Gr. : 130 (fig. 1) ; 210 (fig. 2 à 22).

L'élément intermédiaire, *m*, de la tétrade fonctionne comme *hypophyse* : il donne parfois naissance à deux (fig. 5), puis à quatre (fig. 14 et 15) cellules juxtaposées, mais, le plus souvent, il prend une cloison oblique (fig. 6, 9, 10, 12, 13) ; selon l'orientation du plan de coupe, les deux cellules ainsi formées peuvent naturellement paraître superposées (fig. 7 et 11) ou juxtaposées (fig. 8). Ces deux cellules inégales engendrent quatre éléments occupant les sommets d'un tétraèdre, comme on le voit, en 16 et 17, sur deux coupes voisines du même embryon. Des cloisonnements successifs délimitent ensuite, à partir de l'élément supérieur, les ini-

tiales de l'écorce de la racine, *iec*, et, à partir des trois autres éléments, la partie centrale de la coiffe, *co* (fig. 18 à 22).

Le *Clethra alnifolia* se range donc dans la première période de la classification embryogénique et dans le premier groupe puisque la tétrade est en A_2 . En outre, cette espèce appartient au mégarchétype IV, puisque l'élément intermédiaire de la tétrade, *m*, fonctionne comme hypophyse véritable, donnant *iec*+*co*.

Comparaison avec les Ericacées. — Les Cléthracées appartiennent à la première période, l'œuf tout entier participant à l'édification de l'embryon ; les Ericacées, par contre, se classent dans la deuxième période, et semblent ainsi plus évoluées que le *Clethra*, puisque, chez elles, les potentialités constructives sont concentrées dans une zone plus étroite de la région apicale du zygote. D'autre part, les Cléthracées se rangent dans le quatrième mégarchétype, et non dans le troisième comme les Ericacées : elles se différencient donc très nettement de ces dernières et leur élévation au rang de famille, admise par la plupart des auteurs modernes, se trouve ainsi pleinement justifiée.

IV. — EMPÉTRACÉES.

1^o Embryogénie du *Corema album* (L.) Don (Pl. XV) [134]. — Le *Corema* constitue l'unique genre de la tribu des Corématées, telle que F. PAX la définit dans les *Pflanzenfamilien* d'ENGLER et PRANTL. M. le Professeur FERNANDES nous a fait parvenir de Coïmbre de nombreux échantillons, fixés avec soin et choisis à des stades variés de leur développement, ce qui nous a permis d'étudier avec précision le mode de développement de l'embryon chez le *Corema album*.

Les deux cellules superposées, *ca* et *cb* (fig. 1), issues du zygote se divisent transversalement pour former une tétrade première en C_2 (fig. 2). La cellule basale, *cb*, du proembryon bicellulaire donne naissance à une file de cellules qui constituent la partie inférieure du suspenseur. On remarque que ces éléments, issus de *cb* (fig. 3, 4 et 5), présentent une accélération précoce des divisions cellulaires comparativement à celles de *ca*.

A partir de *ca*, se forme une tétrade seconde (fig. 6) qui est également en C_2 . Ses deux éléments supérieurs, *ce* et *cf*, prennent chacun une cloison verticale (fig. 8, 9, 10 et 11) pour former deux dyades superposées de quadrants qui engendrent ensuite les deux étages d'octants, *l* et *l'* (fig. 12) : ce processus est identique à celui que nous avons décrit chez l'*Arctostaphylos Uva-ursi*, où la tétrade seconde était également en C_2 . Les octants supérieurs, *l*, donnent naissance à la partie cotylée *sensu lato* et les octants inférieurs,

l', à la région hypocotylée (fig. 12 à 21). De la cellule intermédiaire, *m*, de la tétrade seconde proviennent successivement deux (fig. 11, 12 et 13), puis quatre (fig. 14) éléments circumaxiaux ; dans ces éléments, des cloisons péricleines (fig. 15 et 16) délimitent, vers l'extérieur, le dermatogène et, vers l'intérieur, les cellules qui vont donner naissance aux initiales de l'écorce et à celles de la stèle au sommet radiculaire (fig. 17 à 21). Celles-ci s'individualisent après divisions transversales (fig. 17 à gauche), précédées parfois de nouvelles divisions longitudinales (fig. 17 à droite).



Pl. XV. Fig. 1 à 21. — *Corema album* (L.) Don. Les principaux termes du développement du proembryon. Gr. : 245.

L'étage inférieur, *ci*, de la tétrade seconde se divise en deux éléments superposés, *n* et *n'* (fig. 7, 10 et 11) ; *n* donne naissance au primordium de la coiffe, *n'*, à la partie supérieure du long suspenseur filamenteux dont la base provient de *cb*.

Le *Corema album* appartient à la deuxième période de la classification embryogénique, puisque *cb* engendre seulement la base du suspenseur, et au mégarchétype III, comme les Ericacées, d'après les destinées de *cd*, fille inférieure de *ca*, qui s'écrivent :

$$cd = 1/2phy + ecc + co + s \text{ (en partie).}$$

Il se classe dans le 11^e groupe avec une tétrade seconde en **C₂**, comme l'*Arctostaphylos Uva-ursi*, et le *Vaccinium uliginosum*, à la différence de la majorité des espèces d'Ericacées qui se rangent dans le 9^e groupe.

2^o Embryogénie de l'*Empetrum nigrum* L. (Pl. XVI). — La deuxième tribu d'Empétracées, les Empétrées, comprend deux genres, *Empetrum* et *Ceratiola*. Nous avons pu récolter de très nombreux spécimens d'*Empetrum nigrum* près du col du Lautaret où cette espèce, rare en France, subsiste, sur une aire, assez limitée il est vrai, mais où elle fleurit et fructifie abondamment. Notre matériel paraissait donc devoir être très favorable à une étude complète du mode de développement de l'embryon dans cette espèce ; mais nous nous sommes heurtée à une difficulté imprévue du fait de la polyembryonie extrêmement fréquente dans nos échantillons.

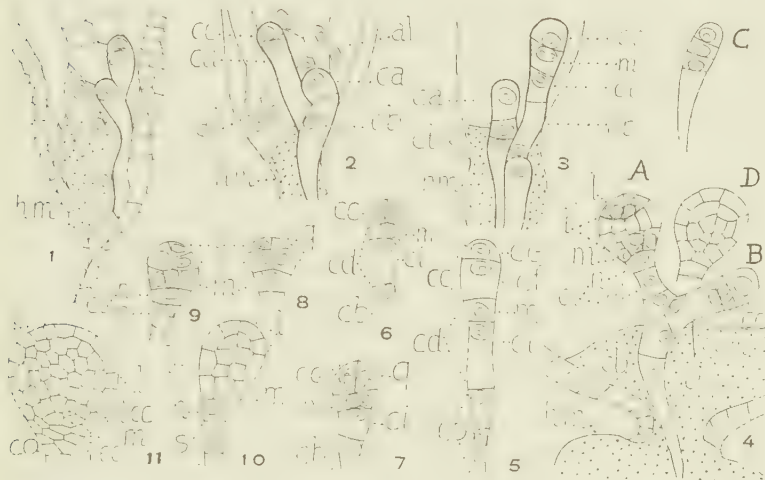
Il nous a été impossible d'élucider avec certitude la manière dont les embryons se multiplient. Leur nombre est souvent de 4 ou 5, ce qui exclut l'idée de leur formation à partir des synergides : ces dernières disparaissent d'ailleurs toujours très tôt. L'examen attentif des jeunes ovules montre que les embryons ne proviennent pas d'un bourgeonnement des cellules tégumentaires bordant le sac, non plus que du nucelle dont la résorption est extrêmement précoce. G. SAMUELSON [90], qui avait observé la présence, dans quelques graines mûres, de 2 ou 3 embryons, pensait qu'ils pouvaient résulter de la fissuration des têtes embryonnaires, mais il ne s'attachait pas à l'étude des formes proembryonnaires jeunes et l'établissement d'une polyembryonie précoce devait obligatoirement lui échapper. Peut-être aussi, la formation de plusieurs embryons dans un même ovule est-elle moins fréquente chez les *Empetrum* des pays nordiques que chez ceux qui subsistent dans les Alpes.

Dans certains cas, il semble bien y avoir une scission du zygote avant même qu'il ne se soit allongé hors de l'haustorium micropylaire (fig. 1) : ce phénomène pourrait bien être la source de certains embryons qui s'avancent très loin dans l'albumen encore jeune et dont l'évolution ultérieure est entravée par le développement que prend ensuite ce tissu (embryon C de la fig. 4).

Parfois, un bourgeonnement se produit sur la cellule basale du proembryon bicellulaire (fig. 2), mais ce phénomène n'intervient pas seul, car le même ovule présente d'autres embryons (fig. 3) qui sont déjà séparés à leur sortie de l'haustorium. Le bourgeonnement peut aussi se produire plus tardivement : ainsi, l'embryon B de la fig. 4 serait issu de l'étage supérieur de *cb*, qui aurait conservé certaines potentialités constructives après séparation d'une première cellule apicale, *ca* ; celle-ci s'est développée en un premier embryon A. Ce même ovule montre, très loin dans l'albumen, l'embryon C, arrêté dans sa croissance, et, près de l'haustorium, un quatrième embryon, D, qui est coupé obliquement et dont on ne peut pas voir la base. (Ces divers embryons du même ovule,

figurés sur le même dessin, sont répartis, en fait, sur plusieurs coupes successives).

A des stades plus avancés, on observe encore fréquemment deux ou trois embryons bien développés. C'est ainsi que, au stade figuré en 11, il existe dans l'ovule, en plus de l'embryon que nous avons dessiné, et toujours dans le voisinage du micropyle, deux autres embryons qui ont atteint à peu près les mêmes dimensions ;



Pl. XVI. Fig. 1 à 11. — *Empetrum nigrum* L. Fig. 1 à 4, quelques aspects des polyembryons : en 2 et 3, coupes successives du même ovule ; en 4, rassemblés sur la même figure, quatre embryons (A, B, C et D) qui s'observent sur trois coupes successives du même ovule. Fig. 5 à 11, stades proembryonnaires caractéristiques : en 5, tétrade seconde linéaire (cas exceptionnel) ; Gr. : 245.

s'il s'en est encore formé, plus loin dans le sac, ils ont déjà disparu, écrasés par l'albumen. L'observation d'embryons multiples à un stade aussi avancé de leur développement ne permet naturellement pas de reconnaître par quel processus ils ont pu se différencier. Dans la graine mûre, nous avons parfois rencontré deux embryons côte à côte, mais il semble que, fréquemment, un seul parvienne à l'état adulte, quel que soit leur nombre initial.

Il nous a donc été fort difficile de suivre les premières segmentations de ces jeunes sporophytes qui presque toujours se scindent en plusieurs et dont beaucoup se développent de façon anormale et avortent. Néanmoins, certains faits se dégagent de l'examen des rares embryons uniques et de l'étude des divers stades présentés par les embryons multiples dans une même graine.

L'*Empetrum nigrum* appartient manifestement à la deuxième période de la classification embryogénique. L'embryon **B** de la fig. 4 permet de prévoir la formation de la tétrade seconde, car sa cellule apicale, *cc*, montre un très gros noyau encore au stade de repos, tandis que *cd* s'est déjà divisé en *m* et *ci*. Cette tétrade seconde peut être en **C₂** (fig. 5) ou en **A₂** (fig. 6). Il semble que la tétrade en **A₂** corresponde mieux aux embryons qui se développent normalement, qu'ils soient uniques ou multiples, tandis que les files linéaires de cellules sont plutôt le fait d'embryons très étirés dans l'albumen et dont nous ne retrouvons plus trace aux stades ultérieurs. En 7, nous voyons les quadrants formés à partir de l'étage supérieur, *cc*, d'une tétrade seconde en **A₂**; en même temps, *m* s'est divisé et comprend déjà trois cellules juxtaposées, mais *ci* serait encore indivis. La formation de deux étages d'octants à partir des quatre quadrants circumaxiaux est démontrée par les fig. 8 et 9 qui représentent deux coupes successives du même embryon; l'étage *m* a maintenant quatre cellules juxtaposées, et *ci* s'est partagé en deux éléments superposés, *n* et *n'*. En 10, se dessinent déjà les régions cotylée (issue de *l*) et hypocotylée (issue de *l'*), tandis que s'élargit l'étage *m* où vont très vraisemblablement s'individualiser les initiales du sommet radicaire. En 11, les différentes parties du corps embryonnaire sont bien reconnaissables.

Ainsi l'*Empetrum nigrum* appartient-il à la deuxième période et au 9^e groupe embryogénique, car il faut considérer seulement les embryons qui se développent normalement. Il se rattache au mégarchétype III, comme le *Corema* et les Ericacées.

Comparaison avec les Ericacées. — Deux genres ont pu être étudiés sur les 3 que comprend la famille des Empétracées. Ils se classent, comme toutes les Ericacées dont le type embryonomique est connu, dans le mégarchétype III de la deuxième période de la classification embryogénique. Dans une publication antérieure [134], compte tenu de nos résultats d'alors, nous avons attaché une assez grande importance au groupe embryogénique, qui traduit les dispositions des premiers blastomères: le *Corema* se rapportant au 11^e groupe et les Ericacées déjà étudiées se rapportant au 9^e, ce pouvait être, là, une différence significative entre les Empétracées et les Ericacées. Dans l'état actuel de nos connaissances, ces deux familles paraissent bien plus proches l'une de l'autre, car l'appartenance à l'un ou à l'autre groupe embryogénique n'indique sans doute pas une divergence primordiale: en effet, ce caractère peut varier à l'intérieur d'une même famille (*Corema* et *Empetrum*), d'une même sous-famille (*Arctostaphylos* et *Andromeda*, par ex.), d'un même genre (*Vaccinium Myrtillus*

et *Vaccinum ulinosum*) et même parfois d'un individu à l'autre dans une même espèce (*V. Myrtilus* par ex.). Nous pensons donc que le mégarchétype, qui traduit les *destinées* des premiers blastomères, a une signification bien plus importante que le groupe qui traduit leur *disposition*.

V. EPACRIDACÉES

1° Embryogénie du *Dracophyllum secundum* R.Br. (Pl. XVII) [140]. — Parmi les très nombreux échantillons d'Epacridacées que nous a fait parvenir M. R. CAROLIN, Lecturer in Botany à l'Université de Sydney, seul le *Dracophyllum secundum* R.Br. nous a permis de suivre avec une grande précision tous les stades du développement de l'embryon.

Les premières segmentations du zygote donnent lieu à la formation d'une tétrade *première* linéaire en C_2 (fig. 1 à 3), puis d'une tétrade *seconde* en A_2 (fig. 4 et 5). La cellule basale, *cb*, du proembryon bicellulaire donne naissance seulement à la base du suspenseur (fig. 2 à 10). La cellule inférieure, *ci*, de la tétrade seconde se divise en deux éléments, *n* et *n'*, dont l'inférieur, *n'*, contribue à l'édification du suspenseur : la coiffe, *co*, est engendrée par *n*, cellule-fille supérieure de *ci*, ou parfois seulement par la cellule-fille supérieure de *n* (fig. 10).

A partir de l'étage intermédiaire, *m*, de la tétrade seconde s'organise la partie inférieure de la région hypocotylée avec les initiales de la stèle et de l'écorce au sommet radiculaire ; ces initiales se forment par l'un ou l'autre des processus décrits par R. SOUÈGES [108] (p. 70), observés par lui chez le *Pyrola rotundifolia* [107] et que nous avons retrouvés chez de nombreuses Ericacées : après isolement du dermatogène, ces initiales s'individualisent à partir des cellules circumaxiales soit au moyen d'une seule paroi oblique (fig. 21 à droite et 23), soit à l'aide de deux cloisons successives dont la première peut être horizontale (fig. 20) ou verticale (fig. 21 à gauche et 22).

L'étage supérieur, *cc*, de la tétrade seconde donne naissance à des quadrants circumaxiaux, *q* (fig. 6 et 7), comme chez les Ericacées du 9^e groupe embryogénique ; mais, contrairement à ce qui se passe, en règle générale, chez ces dernières, nous n'avons jamais observé, chez le *Dracophyllum*, la formation de deux étages d'octants véritables. Ici, comme chez le *Bruckenthalia spiculiflora*, les quatre quadrants subissent des divisions périclinales qui séparent d'emblée quatre cellules de dermatogène (fig. 10) ; les fig. 8 et 9, qui représentent deux coupes successives du même embryon montrent cette division périclinaire de l'un des quadrants.

tandis que les trois autres sont encore indivis. Dans quelques cas exceptionnels, cependant, il se forme, dans un ou deux des quadrants, une paroi horizontale (fig. 11 et 12) qui sépare deux octants superposés, mais les quadrants-frères du même procimbron pré-



Pl. XVII. Fig. 1 à 27. — *Dracophyllum secundum* R. Br. Les principaux termes du développement embryonnaire. Gr. : 380.

sentent, chacun, une cloison tangentielle. Aux stades ultérieurs, les embryons figurés en 14 et en 19 montrent deux étages, *l* et *P*, bien distincts qui semblent provenir de deux groupes d'octants

superposés ; au contraire, les proembryons figurés en 13, 15, 16, 20 et 25 procèdent sans aucun doute de stades où des cloisons périclines sont apparues dans les quadrants. Dans ce cas, qui est de beaucoup le plus répandu, les étages *l* et *l'*, vont s'individualiser progressivement à la suite de plusieurs divisions radiales du dermatogène (fig. 13 à 20) et du cloisonnement transversal des cellules internes (fig. 17 à 20). Ces étages donnent respectivement naissance, *l*, à la région cotylée *sensu lato* et *l'*, à la majeure partie de l'hypocotyle.

D'après la formule des destinées de la cellule-fille inférieure de *ca*,

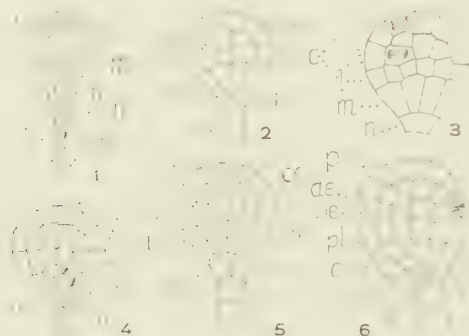
$$cd = 1/2phy + icc + iec + co + s \text{ (en partie),}$$

le *Dracophyllum secundum* appartient au mégarchétype III, dans la seconde période de la classification embryogénique ; il fait partie du 9^e groupe, avec une tétrade première en **C**₂ et une tétrade seconde en **A**₂. Dans cette même case de la classification se place la plus grande partie des Ericacées (toutes celles du 9^e groupe), mais, seul parmi les spécimens étudiés, le *Bruckenthalia* montre des divisions périclines des quadrants telles qu'elles s'observent chez le *Dracophyllum*. Ce mode d'individualisation précoce du dermatogène n'avait encore jamais été signalé chez les Dicotylédones, mais seulement par R. SOUÈGES [96, 97, 99] et J.L. GUIGNARD [45 et 46], chez les Joncacées, les Typhacées et les Cypéracées.

2^o Embryogénie de l'*Epacris obtusifolia* Sm. (Pl. XVIII).

— Les échantillons d'*Epacris obtusifolia* que nous avons reçus ne nous ont pas permis de suivre les premières segmentations de l'œuf. Le plus jeune proembryon observé dans nos préparations (fig. 1) appartient très vraisemblablement à la deuxième période et montre les étages *l*, *l'*, *m*, *n* et *n'* très nettement séparés : un tel proembryon procède assurément d'un stade où les deux étages d'octants, *l* et *l'*, étaient bien individualisés, soit à partir de quatre quadrants circumaxiaux issus d'une tétrade seconde en **A**₂, soit à partir de deux étages de quadrants issus d'une tétrade seconde en **C**₂. Par contre, au stade, un peu plus âgé, figuré en 2, les étages *l* et *l'* ne sont pas nettement séparés, et toute la région supérieure, *cc*, de ce proembryon provient manifestement de quadrants circumaxiaux qui auraient subi tout d'abord des divisions périclines comme chez le *Dracophyllum*. En 3, nous assistons à l'élargissement du corps embryonnaire : l'étage *l'* reste peu élevé, mais se distingue maintenant de *l* ; les trois histogènes *y* sont déjà individualisés. L'étage *m* s'est allongé tout en ne comprenant encore qu'une seule couche de cellules ; il a pris des cloisons périclines qui séparent le dermatogène du groupe de quatre cellules axiales

où vont se délimiter les initiales de la stèle et de l'écorce au sommet radiculaire, par les processus que nous avons déjà souvent rencontrés : par des cloisons obliques (fig. 4) ou bien après une première cloison horizontale (fig. 5) ou verticale (fig. 6 à droite). Les fig. 5 et 6 montrent la division transversale des éléments de l'étage l' pour donner naissance à deux couches cellulaires superposées. Le rôle de n qui forme la partie médiane de la coiffe est bien indiqué par les fig. 5 et 6.



Pl. XVIII. Fig. 1 à 6. — *Epacris obtusifolia* Sm. Divers stades proembryonnaires. Gr. : 360.

L'*Epacris obtusifolia* appartient, sans aucun doute, au mégarchétype III, dans la deuxième période de la classification embryogénique. Il se range certainement dans le neuvième groupe quant à la plupart de ses représentants dont le développement suit les mêmes lois que celui du *Dracophyllum secundum*. Il est possible, cependant, que les formes qui montrent deux étages d'octants superposés procèdent d'une tétrade seconde en C_2 plutôt qu'en A_2 et se rattachent, par suite, au onzième groupe embryogénique ; cette question n'a pas été tranchée, faute de matériel approprié.

3° Embryogénie du *Styphelia longifolia* R. Br. (d'après P. BROUGH [6]). — Nous n'avons pu faire aucune observation personnelle sur l'embryogénie des Styphéliées car, pour les espèces de cette tribu, notre matériel ne comprenait que des fruits déjà âgés. Quelques dessins publiés par P. BROUGH permettent de situer le *Styphelia* dans la deuxième période de la classification embryogénique ; la tétrade seconde est très vraisemblablement en C_2 (i.e. fig. 27) ; la fig. 28 représente soit deux dyades superposées de quadrants, soit les deux étages d'octants (les noyaux situés en dehors du plan de figure n'étant pas représentés) ; dans les deux

hypothèses, la possibilité de divisions périclinales dans des quadrants circumaxiaux comme chez les Epacridées est exclue. Quant au mégarchétype auquel se rattache cette espèce, si rien ne s'oppose à ce que ce soit le troisième, rien non plus ne permet de l'affirmer puisque les segmentations successives du proembryon n'ont pas pu être suivies pas à pas.

Conclusions sur les Epacridacées. — Dans l'état actuel de nos connaissances, les Epacridacées se rapportent au mégarchétype III dans la deuxième période de la classification embryogénique, de même que tous les représentants des trois familles des Ericacées, des Pyrolacées et des Empétracées dont le type embryonomique est maintenant connu. Ces espèces se répartissent entre le 9^e et le 11^e groupe embryogénique, selon la *disposition* des éléments de la tétrade seconde (en **A**₂ ou en **C**₂) mais, comme nous le faisons remarquer plus haut, cette variation ne semble pas indiquer des divergences vraiment fondamentales, comparables à celles qui traduisent les lois des *origines* ou des *destinées* (R. SOUÈGES [116]).

D'autre part, l'observation, chez le *Dracophyllum secundum*, d'un mode de cloisonnement des quadrants tout à fait singulier a pu nous sembler caractéristique des Epacridacées [140] : cette famille, typiquement australienne, aurait évolué de façon indépendante de celle des Ericacées, tout en témoignant d'une parenté ancestrale avec cette dernière puisqu'elles se situent l'une et l'autre dans la même case du tableau des espèces de la deuxième période (p. 25). Nous savons actuellement, d'une part, que cette variation dans la *disposition* des éléments issus des quadrants n'est pas absolument générale chez les Epacridacées, d'autre part, qu'elle peut survenir également chez des Ericacées incontestables comme le *Bruckenthalia*. La famille des Epacridacées apparaît, maintenant, comme très proche parente de celle des Ericacées.

VI. DIAPENSIACÉES

Embryogénie du *Diapensia lapponica* L. (Pl. XIX). — Notre matériel provient en partie de Laponie suédoise (fleurs et jeunes ovaires), en partie de Terre Neuve, où M. E. ROULEAU, Professeur à l'Institut botanique de Montréal, a récolté pour nous de très nombreux échantillons à divers stades de développement.

Les deux cellules, *ca* et *cb*, du proembryon bicellulaire (fig. 1) prennent chacune une cloison transversale (fig. 2 et 3) ; c'est tantôt *cb* (fig. 2), tantôt *ca* (fig. 3), qui se divise en premier lieu. Il se forme ainsi une tétrade linéaire, en **C**₂ (fig. 4). Les deux éléments supérieurs, *cc* et *cd*, de cette tétrade se segmentent transversalement (fig. 5, 6 et 7), soit simultanément, soit successivement,

l'un ou l'autre pouvant indifféremment se diviser le premier. Les deux étages bicellulaires ainsi formés (fig. 8 et 9) constituent deux dyades superposées de quadrants; leur cloisonnement ultérieur, souvent simultané (fig. 10 et 11), donne naissance aux deux étages d'octants, *l* et *l'* (fig. 12). Pendant ce temps, la cellule inférieure, *ci*, de la tétrade (fig. 4 et 5) se partage en deux éléments superposés, *n* et *n'* (fig. 6 à 12), qui, après quelques segmentations forment un suspenseur filamenteux assez court (fig. 16 à 20). Quant à l'étage intermédiaire, *m*, de la tétrade, il se cloisonne tantôt transversalement (fig. 6, 7 et 12), tantôt longitudinalement (fig. 9),



Pl. XIX. Fig. 1 à 20. — *Diapensia lapponica* L. Les étapes caractéristiques du développement proembryonnaire. En 10 et 11, deux coupes successives du même embryon. Gr. : 330.

tantôt obliquement (fig. 8) et il engendre seulement le primordium de la coiffe.

Le manque de stades assez âgés n'a pas permis de déterminer avec une très grande précision les *destinées* de chacun des étages du proembryon octocellulaire (fig. 9). On constate cependant que l'étage *l'* se partage en deux couches cellulaires superposées (fig. 11, 15, 17 à 20), tandis que *m* reste très peu développé (deux ou trois cellules). Le dermatogène s'individualise assez tôt dans les étages *l* et *l'* (fig. 13 à 19). L'étage *l* se développe assez tard (fig. 20) et il est très vraisemblable qu'il fournit seulement la région cotylée *sensu lato*, sans participer à la formation de la partie hypocotylée. L'étage *l'* assure l'édification de l'hypocotyle, y compris les initiales de l'écorce et de la stèle de la racine que l'on voit se dessiner en 19 et en 20.

Le *Diapensia lapponica* appartient ainsi à la première période de la classification embryogénique et au troisième groupe, avec une tétrade en C_2 et des quadrants disposés en A_2 . Il se range dans le mégarchétype V d'après les destinées de la cellule basale, *cb*, du proembryon bicellulaire :

$$cb = co + s$$

Comparaison avec les Ericacées. — Le *Diapensia lapponica* est le seul représentant de la petite famille des Diapensiacées qui ait pu être examiné avec succès, car nos échantillons de *Galax aphylla* L. ne comprenaient que des boutons floraux et des fruits âgés.

L'étude embryonomique du *Diapensia* montre que cette espèce diffère absolument de toutes celles que nous avons envisagées parmi les Ericacées, les Pyrolacées, les Empétracées et les Epacridacées. Elle ne se rapproche pas davantage du *Clethra alnifolia*, représentant les Cléthracées : cette dernière espèce appartient bien, comme le *Diapensia* à la première période, mais elle se situe dans le premier groupe, au lieu du troisième, et dans le quatrième mégarchétype, au lieu du cinquième.

CONCLUSIONS SUR L'EMBRYOGÉNIE DES ERICALES

Nous venons de déterminer le type embryonomique de nombreux représentants des 6 familles que la plupart des systématiciens actuels rassemblent dans l'ordre des Ericales. Les résultats de nos recherches font apparaître une étroite parenté entre quatre d'entre elles : les Pyrolacées, les Ericacées, les Empétracées et les Epacridacées. En effet, toutes les espèces de l'une ou l'autre de ces familles que nous avons pu étudier se rattachent au mégarchétype III, dans la deuxième période de la classification embryogénique. La plupart de ces espèces se classent dans le neuvième groupe et appartiennent à la famille embryogénique dont le *Samolus Valerandi* est le chef de file. Les différentes variations qui se manifestent seront clairement mises en évidence en confrontant nos observations avec le tableau récapitulatif des lois du développement chez le *Samolus Valerandi*, tel que l'a établi R. SOUÈGES ([102], p. 31 et [113], p. 21).

R. SOUÈGES a démontré que ce tableau (I, p. 66) résume également les lois du développement chez une Pyrolacée, le *Pyrola rotundifolia*. D'après les résultats de nos recherches, il en est de même chez le *Rhododendron ferrugineum* (cf. Pl. XX, fig. 1 à 4) et chez la plupart des espèces de la famille des Ericacées envisagées ici : le *Ledum palustre*, le *Loiseleuria procumbens*, le *Gaultheria Shallon*, l'*Andromeda polifolia*, l'*Erica Tetralix*, le *Calluna vulgaris* et le

I
TABLEAU RÉCAPITULATIF DES LOIS DU DÉVELOPPEMENT
CHEZ LE *SAMOLUS VALERANDI* L.

- | | |
|--|--|
| <p>I. Première génération (issue de la cellule apicale, ca, abstraction faite de la cellule basale, cb).
Proembryon à deux cellules disposées en deux étages :
 $cc = pco + pvt + 1/2phy.$
 $cd = 1/2phy + icc + iec + co + s$ (pro parte).</p> <p>II. Deuxième génération (tétrade seconde).
Proembryon à quatre cellules disposées en trois étages :
 $cc = pco + pvt + 1/2phy.$
 $m = 1/2phy + icc + iec.$
 $ci = co + s$ (pro parte).</p> | <p>III. Troisième génération (stade des quadrants).
Proembryon à huit cellules disposées en quatre étages :
 $cc = pco + pvt + 1/2phy.$
 $m = 1/2phy + icc + iec.$
 $n = co.$
 $n' = s$ (pro parte).</p> <p>IV. Quatrième génération (stade des octants).
Proembryon à seize cellules disposées en six étages :
 $l = pco + pvt.$
 $l' = 1/2phy.$
 $m = 1/2phy + icc + iec.$
 $n = co.$
 $o + p = s$ (pro parte).</p> |
|--|--|

Vaccinium Myrtillus (dans le cas général), ainsi que chez une Empétracée, l'*Empetrum nigrum*, tout au moins pour les embryons qui se développent normalement. Parfois, s'observent des variations dans la disposition, en 2, 3 ou 4 étages, des éléments issus de *ci* à la 4^e génération et aussi dans le nombre (2 ou 4) de cellules de l'étage *m* ; ces variations, qui interviennent fréquemment entre individus d'une même espèce sont de faible importance et ne jouent aucun rôle dans la détermination du type embryonomique.

Chez une autre Empétracée, le *Corema album* (L.) Don, les lois du développement diffèrent des précédentes, tout au moins aux 2^e et 3^e générations et nécessitent un nouveau tableau récapitulatif (Tableau II) (cf. Pl. XX, fig. 5 à 8).

II
TABLEAU RÉCAPITULATIF DES LOIS DU DÉVELOPPEMENT
CHEZ LE *COREMA ALBUM* (L.) Don.

- | | |
|---|--|
| <p>I. Première génération (issue de la cellule apicale, ca, abstraction faite de la cellule basale, cb).
Proembryon à deux cellules disposées en deux étages :
 $cc = pco + pvt + 1/2phy.$
 $cd = 1/2phy + icc + iec + co + s$ (pro parte).</p> <p>II. Deuxième génération (tétrade seconde).
Proembryon à quatre cellules disposées en quatre étages :
 $cc = pco + pvt.$
 $cf = 1/2phy.$
 $m = 1/2phy + icc + iec.$
 $ci = co + s$ (pro parte).</p> | <p>III. Troisième génération (stade des quadrants).
Proembryon à huit cellules disposées en cinq étages :
 $cc = pco + pvt.$
 $cf = 1/2phy.$
 $m = 1/2phy + icc + iec.$
 $n = co.$
 $n' = s$ (pro parte).</p> <p>IV. Quatrième génération (stade des octants).
Proembryon à douze cellules disposées en cinq étages :
 $cc = l + pco + pvt.$
 $cf = l' + 1/2phy.$
 $m = 1/2phy + icc + iec.$
 $n = co.$
 $n' = s$ (pro parte).</p> |
|---|--|

Les lois qui président à l'embryogénie de l'*Arctostaphylos Uva-ursi* peuvent s'inscrire sur un tableau presque identique : les trois premières générations cellulaires conduisent à des schémas superposables à ceux du *Corema* ; mais la 4^e génération comprend ici 16 cellules en 7 étages, *cc* et *cd* ayant engendré le même nombre (8) d'éléments, tandis que, chez le *Corema*, s'observe un retard important des segmentations dans les cellules issues de *cd* (4) par rapport aux descendants de *cc* (8). Le *Vaccinium uliginosum* correspond également à un tableau semblable en ce qui concerne les trois premières générations et présente, à la 4^e, une légère modification dans la disposition des cellules-filles de *n* qui sont juxtaposées. Les cas exceptionnels de développement avec tétrade seconde linéaire qui ont été signalés chez le *Vaccinium Myrtillus* et chez l'*Empetrum nigrum* donnent lieu à un tableau pareil à celui du *Corema*.

III

TABLEAU RÉCAPITULATIF DES LOIS DU DÉVELOPPEMENT
CHEZ LE *DRACOPHYLLUM SECUNDUM* R. Br.

I. Première génération (issue de la cellule apicale, *ca*, abstraction faite de la cellule basale, *cb*).

Proembryon à deux cellules disposées en deux étages :

$$cc = pco + pvt + 1/2phy.$$

$$cd = 1/2phy + icc + iec + co + s \quad (\text{pro parte}).$$

II. Deuxième génération (tétrade seconde).

Proembryon à quatre cellules disposées en trois étages :

$$cc = pco + pvt + 1/2phy.$$

$$m = 1/2phy + icc + iec.$$

$$ci = co + s \quad (\text{pro parte}).$$

III. Troisième génération (stade des quadrants).

Proembryon à huit cellules disposées en quatre étages :

$$cc = pco + pvt + 1/2phy.$$

$$m = 1/2phy + icc + iec.$$

$$n = co + s \quad (\text{pro parte}).$$

$$n' = s \quad (\text{pro parte}).$$

IV. Quatrième génération (stade des octants) (pas d'octants véritables).

Proembryon à seize cellules disposées en six étages :

$$cc = pco + pvt + 1/2phy.$$

$$m = 1/2phy + icc + iec.$$

$$n_1 = co.$$

$$n_2 + o + p = s \quad (\text{pro parte}).$$

Le tableau (Tableau III) des lois du développement chez le *Dracophyllum secundum* (cf. Pl. XX, fig. 9 à 12) est identique à celui qui a été établi pour le *Samolus Valerandi* quant aux trois premières générations cellulaires. A la 4^e, apparaît une très importante variation dans la disposition des éléments issus de *cc*, ceux-ci restant groupés en un seul étage, par suite du cloisonnement tangentiel des quadrants. Ce type de développement, jusqu'à plus ample informé, est général chez les Epacridacées, et il s'observe également chez une Ericacée, le *Bruckenthalia spiculiflora*. Dans cette dernière espèce, il faut signaler la différence des vitesses de segmentation entre les éléments issus de *cc*, au nombre de 8 à la 4^e génération, et ceux qui proviennent de *cd*, au nombre de 4 seulement.

Sur l'un ou l'autre des trois tableaux qui viennent d'être dressés, peuvent s'inscrire toutes les espèces envisagées ici parmi les quatre familles des Ericacées, Pyrolacées, Empétracées et Epacridacées. L'étude de ces trois tableaux montre que les *destinées* des étages formés à la 1^{re} génération sont soumises aux mêmes lois dans ces différentes espèces et que leurs *origines* à partir du proembryon bicellulaire sont les mêmes, ce qui se traduit par leur appartenance au même mégarchétype de la même période. Il n'y a pas lieu de tenir compte, pour la détermination du type embryonomique, des légères variations, souvent individuelles plutôt que spécifiques, qui intéressent seulement le nombre et la disposition, à la quatrième génération, des descendants de *cd*. Les différences capitales entre ces trois types de développement concernent la disposition des éléments issus de *cc* : ces différences se lisent aisément sur la Pl. XX où sont figurés côte à côte les proembryons résultants des 4 premières générations cellulaires chez le *Rhododendron* (fig. 1 à 4) chez le *Corema* (fig. 5 à 8) et chez le *Dracophyllum* (fig. 9 à 12).

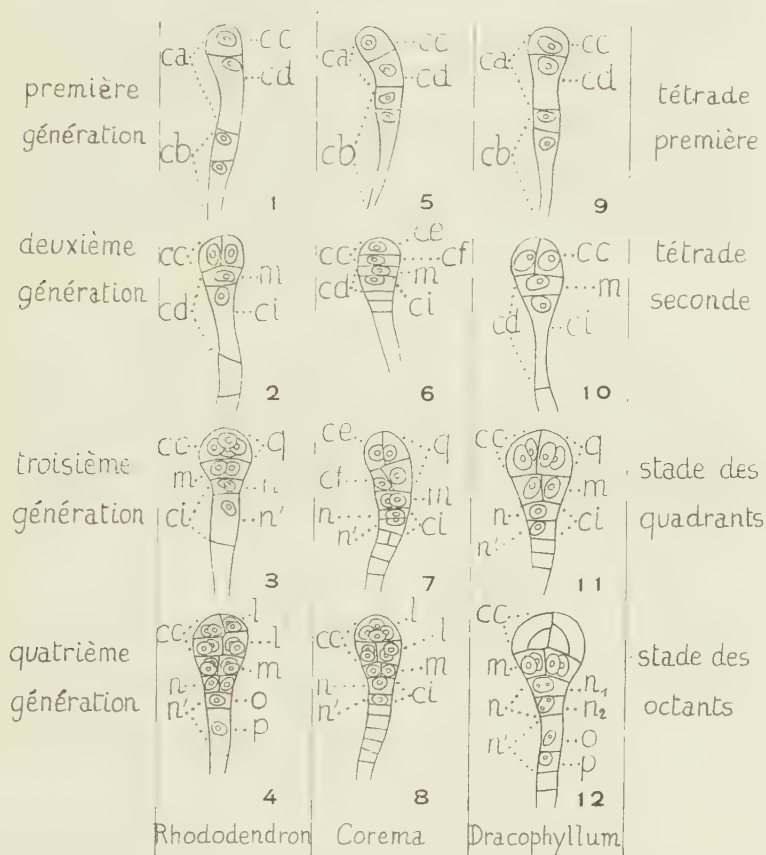
Entre le *Rhododendron* et le *Dracophyllum*, les divergences dans la disposition des blastomères issus de *cc* apparaissent seulement à la 4^e génération : la formation de cloisons périclines dans les quadrants chez le *Dracophyllum serundum* permet de définir un type secondaire dans la famille embryogénique du *Samolus Valerandi*, tandis que le *Rhododendron ferrugineum* suit les mêmes lois que l'archétype.

Entre le *Rhododendron* et le *Corema*, des divergences se manifestent dès la 2^e génération : la tétrade est soit en A_2 , soit en C_2 , ce qui permet de définir le groupe embryogénique, 9^e ou 11^e, dans lequel se place l'espèce envisagée et, par suite, puisque le mégarchétype est le même, de connaître sa « famille embryogénique », celle du *Samolus* (R. SORÈGES [113], p. 21) ou celle du *Corema* nouvellement définie (R. SORÈGES, [119]). Ces deux « familles embryogéniques » diffèrent encore à la 3^e génération par la disposition des quadrants en un ou en deux étages. À la 4^e génération toutefois, les blastomères provenant de la cellule *cc* montrent, dans l'un et l'autre cas, la même disposition et ils ont la même destinée.

Des liens de parenté très étroits unissent assurément les espèces qui suivent l'un ou l'autre de ces modes de développement correspondant au même mégarchétype, le troisième, de la même période, la deuxième, de la classification embryogénique. Parmi les Ericales, ces types embryonomiques caractérisent quatre familles, les Ericacées, les Pyrolacées, les Empétracées et les Epacridacées, que nous réunirons sous le nom d'Ericales *sensu stricto*.

Chez le *Clethra alnifolia* et chez le *Diapensia lapponica*, les lois du développement s'appliquent à l'œuf (première période

de la classification) et se résument en deux tableaux récapitulatifs distincts qui ne sont ni l'un ni l'autre superposables aux précédents (Tableaux IV et V). Chez le *Clethra* (Pl. XXI, fig. 1 à 4 et



Pl. XX. Stades proembryonnaires obtenus, aux quatre premières générations cellulaires, chez trois espèces appartenant à la deuxième période et au mégarchétype III, défini par la formule : $cd = 1/2 phy + icc + icc + co + s(pro\ parte)$.

Fig. 1 à 4. — *Rhododendron ferrugineum* L. : 9^e groupe embryogénique (archétype du *Samolus Valerandi* L.).

Fig. 5 à 8. — *Corema album* (L.) Don : 11^e groupe embryogénique (archétype).

Fig. 9 à 12. — *Dracophyllum secundum* R. Br. : 9^e groupe embryogénique (type secondaire).

Pl. XIV), les schémas des trois premières générations cellulaires semblent copiés sur ceux du *Rhododendron*, quant au nombre, à

IV

TABLEAU RÉCAPITULATIF DES LOIS DU DEVELOPPEMENT
CHEZ LE *CLETHRA ALNIFOLIA* L.

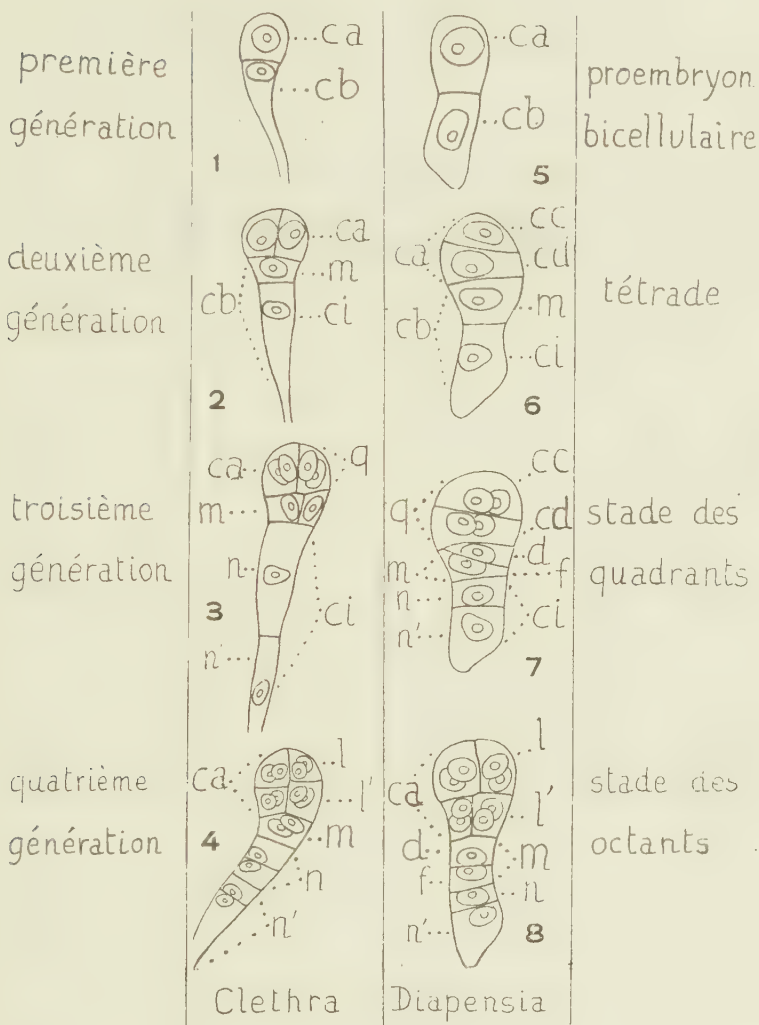
- | | |
|---|--|
| <p>I. Première génération (issue de l'oeuf)
(proembryon bicellulaire).
Proembryon à deux cellules disposées en deux étages :
$ca = pco + pvt + phy + icc$.
$cb = icc + co + s$.</p> <p>II. Deuxième génération (tétrade).
Proembryon à quatre cellules disposées en trois étages :
$ca = pco + pvt + phy + icc$.
$m = icc + co$.
$ci = s$.</p> | <p>III. Troisième génération (stade des quadrants).
Proembryon à huit cellules disposées en quatre étages :
$ca = q = pco + pvt + phy + icc$.
$m = icc + co$.
$n + n' = s$.</p> <p>IV. Quatrième génération (stade des octants).
Proembryon à quatorze cellules disposées en sept étages :
$l = pco + pvt$.
$l' = \frac{1}{2} l + \frac{1}{2} co$
$m = icc + co$.
$n_1 \quad n_2 \quad o \quad p \quad s$</p> |
|---|--|

V

TABLEAU RÉCAPITULATIF DES LOIS DU DEVELOPPEMENT
CHEZ LE *DIAPENSIA LAPPONICA* L.

- | | |
|---|--|
| <p>I. Première génération (issue de l'oeuf)
(proembryon bicellulaire).
Proembryon à deux cellules disposées en deux étages :
$ca = pco + pvt + phy + icc + icc$.
$cb = co + s$.</p> <p>II. Deuxième génération (tétrade).
Proembryon à quatre cellules disposées en quatre étages :
$cc = pco + pvt$.
$cd = phy + icc + icc$.
$m = co + s$ (pro parte).
$ci = s$ (pro parte).</p> | <p>III. Troisième génération (stade des quadrants).
Proembryon à huit cellules disposées en six étages :
$cc = pco + pvt$.
$cd = phy + icc + icc$.
$d = co$.
$f + n + n' = s$.</p> <p>IV. Quatrième génération (stade des octants).
Proembryon à douze cellules disposées en six étages :
$cc = l = pco + pvt$.
$cd = l' = \frac{1}{2} l + \frac{1}{2} co$
$d = co$.
$f + n + n' = s$.</p> |
|---|--|

la disposition et à l'origine des blastomères formes; mais les destinations de ceux-ci ne sont pas les mêmes puisque *m* fonctionne comme hypophyse et que l'âge *l'* fournit la partie hypocotylée en entier ([112], p. 29). Le *Diapensia* (Pl. XXI, fig. 5 à 8 et Pl. XIX) est encore plus éloigné des autres familles d'Ericales : la tétrade est linéaire comme chez le *Corema*, mais, dès la 2^e génération, les dispositions variant, car l'âge *m* engendre deux éléments superposés dont le supérieur donne naissance au primordium de la corolle, et les destinations sont tout à fait différentes ([112], p. 75). L'application des grandes lois de l'embryogénie conduit à séparer absolument les *Diapensiaceae* à la fois des *Cléthracées* et des quatre familles d'Ericales *sensu stricto*.



Pl. XXI. Stades proembryonnaires obtenus, aux quatre premières générations cellulaires, chez deux espèces appartenant à la première période :

Fig. 1 à 4. — *Clethra alnifolia* L., 1^{er} groupe embryogénique et mégarchétype IV. défini par la formule : $cb = iec + co + s$ (archétype du *Myosurus minimus* L.).

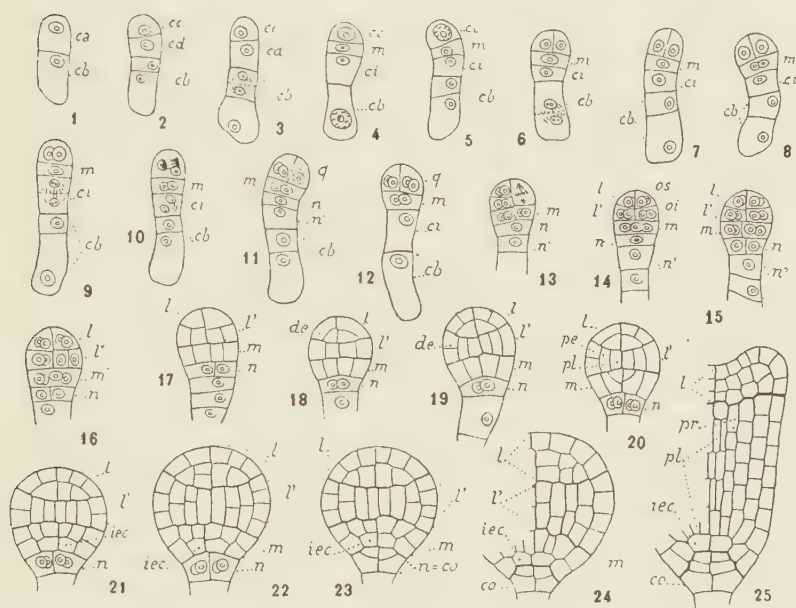
Fig. 5 à 8. — *Diapensia lapponica* L., 3^e groupe embryogénique et mégarchétype V défini par la formule : $cb = co + s$. (archétype de l'*Hyoscyamus niger*).

Un autre résultat fort intéressant de nos recherches est la mise en évidence d'une parenté de type embryonomique entre les Primulales et les « Ericales *sensu stricto* » : en effet, la grande majorité de ces dernières se rattache à l'archétype du *Samolus Valerandi* L. et toutes appartiennent au même mégarchétype et à la même période que cette Primulacée. Avant de donner une portée générale à ce rapprochement, il convenait de vérifier si ce type de développement de l'embryon était suivi par l'ensemble des Primulacées : nous avons étudié un certain nombre d'espèces de cette famille, appartenant à différentes tribus.

EMBRYOGÉNIE DES PRIMULALES

PRIMULACÉES

1^o Embryogénie du *Samolus Valerandi* L. (Pl. XXII) (d'après R. SOUÈGES [102], p. 30). — Le mode de développement de l'embryon chez le *Samolus Valerandi* a été décrit avec une grande précision par R. SOUÈGES [100 et 102] qui a désigné cette espèce comme



Pl. XXII. Fig. 1 à 25. — *Samolus Valerandi* L. Les principaux termes du développement de l'embryon. Gr. : 320 (d'après R. SOUÈGES) [100 et 102].

chef de file de la famille embryogénique caractérisée par le mégarchétype III, dans la deuxième période et le 9^e groupe embryogénique [113].

Les premières segmentations conduisent à une tétrade linéaire (fig. 2) puis à un proembryon hexacellulaire (fig. 7) avec une tétrade seconde en **A**₂. Les deux cellules juxtaposées supérieures de cette tétrade seconde se divisent en quatre quadrants circumaxiaux

puis en quatre octants supérieurs et quatre octants inférieurs. Les quatre octants supérieurs donnent la partie cotylée, les quatre octants inférieurs, la moitié seulement de l'axe hypocotylé, celle qui est destinée à devenir la tige hypocotylée. L'étage subterminal, *m*, produit la moitié inférieure de ce même axe, celle qui est appelée à donner naissance à la racine. L'étage *ci*, placé au-dessous engendre la portion médiane de la coiffe et quelques éléments seulement du suspenseur. Enfin, aux dépens des deux éléments inférieurs issus de la cellule basale du proembryon bicellulaire, se constitue la portion proximale du suspenseur, très tôt résorbée par l'albumen en voie de développement.

2° Embryogénie de l'*Anagallis pumila* Swartz. (d'après M. V. S. RAJU [87]). — Le type embryonomique de l'*Anagallis pumila* a pu être déterminé par M. V. S. RAJU [87]. Nous ne figurons pas ici ses dessins qui sont très démonstratifs et se superposent presque exactement à ceux publiés par R. SOUÈGES à propos du *Samolus Valerandi*. L'*Anagallis* suit le même mode de développement que cette dernière espèce.

3° Embryogénie du *Primula Auricula* L. (Pl. XXIII) [128]. — Cette espèce dont nous avons recueilli de nombreux échantillons dans le Jardin botanique de la Faculté de Pharmacie de Paris présente assez fréquemment des embryons anormaux, incapables de se développer complètement et parfois aussi des polyembryons par prolifération de l'étage supérieur de *cb*. L'existence de ces polyembryons a été signalée dans une publication précédente [129]. Nous donnons ci-dessous la description du mode de développement de l'embryon normal.

Le proembryon bicellulaire (fig. 1) donne naissance à une tétrade première linéaire en C_2 (fig. 2). Les éléments provenant de la cellule basale, *cb*, subissent un petit nombre de divisions transversales pour former la partie inférieure du suspenseur : ils ne prennent aucune part à l'édification de l'embryon proprement dit. Les deux éléments superposés, *cc* et *cd*, issus de *ca*, engendrent une tétrade seconde en A_2 (fig. 3 et 4).

La cellule inférieure, *ci*, de cette tétrade se divise transversalement en deux éléments, *n* et *n'* (fig. 5 et 6) ; l'inférieur, *n'*, donne naissance à un petit nombre d'étages superposés qui forment la partie supérieure du suspenseur ; la cellule *n* subit quelques divisions verticales (fig. 12, 14, 16 et 17), puis ses éléments se cloisonnent transversalement pour donner naissance à la partie médiane de la coiffe (fig. 18 et 19).

La cellule intermédiaire, *m*, de la tétrade seconde se divise en deux, puis en quatre éléments circumaxiaux (fig. 6 à 10). Chacun

cloisons qui apparaissent dans cet étage sont anticlines, à direction tantôt verticale (fig. 11 et 12, à droite), tantôt horizontale (fig. 11 et 12, à gauche) et le dermatogène ne se différencie qu'après plusieurs autres divisions ; au contraire, chez le *Samolus Valerandi*, comme chez la plupart des Ericacées, le dermatogène est isolé très tôt par les premières divisions, périclines, des octants supérieurs ; nous avons même signalé certains cas (*Bruckenthalia*, *Dracophyllum*) où l'individualisation du dermatogène a lieu par divisions périclines dès le stade des quadrants. Chez le *Primula Auricula*, cet histogène se sépare bien plus tardivement, ce qui peut indiquer un degré moindre de spécialisation ; par contre, lorsque les premières cloisons anticlines dans les octants supérieurs sont à direction verticale, il est possible qu'elles séparent d'emblée la région épicotylée, *pvt*, de la partie cotylée *sensu stricto*, *pro*.

Le mode de construction de l'embryon chez le *Primula Auricula* est du même type que chez le *Samolus Valerandi* : on remarque cependant l'apparition plus tardive du dermatogène dans les octants supérieurs où les premières divisions sont anticlines. On constate aussi que les initiales de la stèle et de l'écorce au sommet radiculaire se différencient plus tardivement, alors que l'étage *m* comprend déjà deux couches de cellules.

Le *Primula Auricula* se range dans la deuxième période de la classification embryogénique, puisque la cellule basale, *cb*, du proembryon bicellulaire n'intervient aucunement dans l'édification de l'embryon proprement dit. Dans cette période, il appartient au mégarchétype III d'après les destinées de *cd*, fille inférieure de *ca*, qui s'expriment par l'égalité :

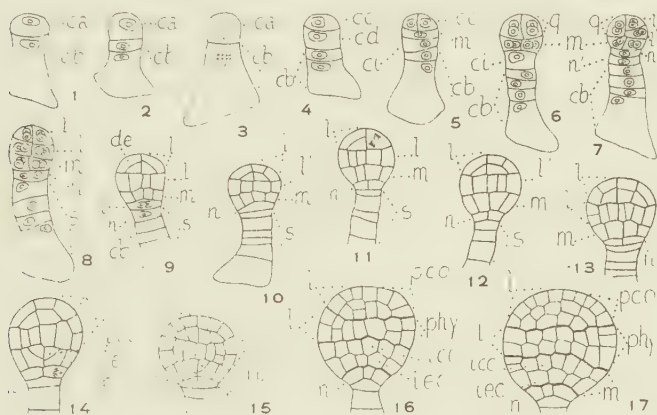
$$cd = 1/2phy + icc + iec + co + s \text{ (pro parte).}$$

Enfin, cette espèce se classe dans le 9^e groupe embryogénique, avec une tétrade première en **C**₂ et une tétrade seconde en **A**₂. Elle appartient donc, ainsi que l'*Anagallis pumila*, à la famille embryogénique dont le *Samolus Valerandi* est le chef de file.

4^o Embryogénie du *Primula officinalis* L. (Pl. XXIV).

Les premiers stades du développement de l'embryon dans cette espèce sont identiques à ceux que nous venons de décrire chez le *Primula Auricula*, sauf en ce qui concerne la taille des noyaux et des blastomères qui sont à peu près deux fois plus petits, ce qui correspond, comme il fallait s'y attendre, à un nombre chromosomique moindre (A. CHLAPUZI, [10]). Les fig. 1 à 4 montrent la formation de la tétrade première en **C**₂, la fig. 5, celle de la tétrade seconde en **A**₂. En 6, les quadrants, *q*, se sont individualisés à partir de l'étage supérieur, *cc*, de cette tétrade seconde, et l'étage intermédiaire, *m*, a déjà donné naissance à quatre cellules juxtaposées, tandis que *ci* est encore indivis. L'étage *ci* se partage

ensuite en deux éléments superposés, n et n' (fig. 7), dont le supérieur seul, n , forme le primordium de la coiffe, après plusieurs divisions horizontales (fig. 10) et verticales (fig. 8, 14, 16). Comme chez l'Auricule, les quadrants, q , (fig. 6) engendrent deux étages d'octants superposés (fig. 7 et 8), l et l' , qui donnent naissance respectivement aux régions cotylée et hypocotylée ; comme chez l'Auricule également, les trois histogènes s'individualisent très tôt dans l'étage l . Cependant la *Primèvere officinalis* se rapproche davantage du *Samolus* que de l'Auricule ; en effet, il apparaît, dans les octants supérieurs, des cloisons périclines qui isolent le dermatogène de la région cotylée ; d'autre part, les initiales du sommet radiculaire sont délimitées très tôt, par une cloison obli-



Pl. XXIV. Fig. 1 à 17. — *Primula officinalis* (L.) Hill. Les étapes principales du développement proembryonnaire. Gr. : 250.

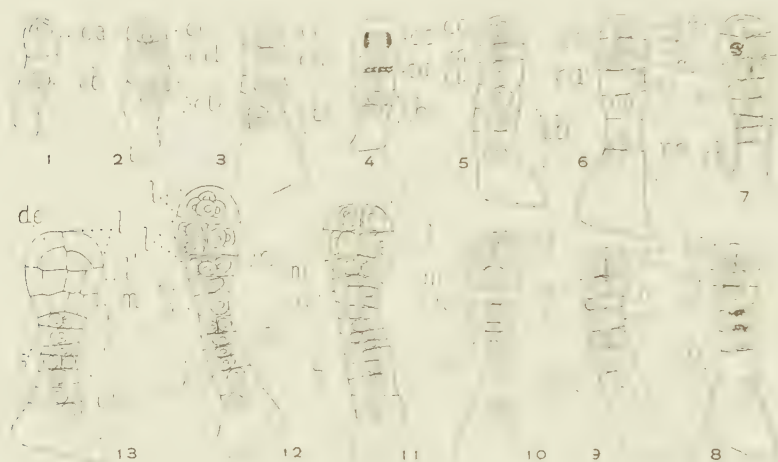
que, alors que l'étage m n'a encore qu'une seule couche de cellules (fig. 14 et 15).

Le *Primula officinalis*, comme l'Auricule, appartient donc à la famille embryologique du *Samolus Valerandi* et son mode de développement est encore plus voisin de celui de l'archétype que celui du *Primula Auricula*.

5^o Embryogénie du *Soldanella alpina* L. (Pl. XXV). — Nos échantillons proviennent d'une station naturelle, voisine du col du Lautaret. Ils ne comportent pas les derniers stades du développement de l'embryon, mais tous les premiers stades sont extrêmement nets et très démonstratifs.

La tétrade première en C_2 (fig. 2 et 3) engendre le plus souvent

une tétrade *seconde* en A_2 (fig. 4, 5 et 8) dont l'étage supérieur, *cc*, donne naissance à quatre quadrants circumaxiaux, *q* (fig. 10) puis à deux étages d'octants, *l* et *l'* (fig. 11). Cependant, la tétrade *seconde* peut aussi être en C_2 (fig. 6) ; les quadrants sont alors en



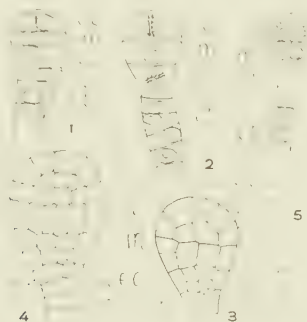
Pl. XXV. Fig. 1 à 13. — *Soldanella alpina* L. Stades proembryonnaires caractéristiques. Gr. : 330.

deux dyades superposées, *ce* et *cf* (fig. 7) et engendrent les deux étages d'octants de la fig. 11. La fig. 12 montre un cas, assez rare, semble-t-il, où l'étage *l'* se divise très tôt en deux couches de cellules superposées ; on peut penser que ce proembryon très allongé provient d'une tétrade *seconde* en C_2 (fig. 6). Dans le cas général, le dermatogène s'isole très tôt par des cloisons tangentiellees dans les trois étages, *l*, *l'* et *m* (fig. 13) dont les destinées sont certainement les mêmes que chez le *Samolus Valerandi*.

6° Embryogénie de l'*Androsace pubescens* DC. (Pl. XXVI, fig. 1 à 4). — Les quelques stades du développement de l'embryon que nous avons pu observer dans cette espèce montrent manifestement qu'elle appartient à la deuxième période de la classification embryogénique, avec une tétrade *première* en C_2 et une tétrade *seconde* en A_2 (fig. 1 et 2). Il est très vraisemblable que l'étage supérieur, *cc*, de cette tétrade *seconde* donne naissance à des quadrants circumaxiaux et à deux étages d'octants ; dans tous les cas, le proembryon figuré en 3 montre les trois étages, *l*, *l'* et *m*, bien nettement séparés et, sur la fig. 4, leurs destinées sont déjà bien indiquées.

L'Androsace appartient donc très vraisemblablement au mégarchétype III, comme le *Samolus*, et se classe certainement, comme lui, dans le 9^e groupe embryogénique.

7^o Embryogénie du *Gregoria Vitaliana* (L.) Duby (Pl. XXVI, fig. 5). — Le seul stade que nous figurons ici (fig. 5) montre quatre quadrants circumaxiaux qui proviennent manifestement d'une tétrade seconde en A_2 succédant à une tétrade première en C_2 .



Pl. XXVI Fig. 1 à 4. — *Androsace pubescens* DC.

Fig. 5. — *Gregoria Vitaliana* (L.) Duby. Divers stades proembryonnaires.
Gr. : 310.

Cette espèce appartient donc au 9^e groupe embryogénique dans la deuxième période, mais nous n'avons aucune indication sur les destinées des différents étages de la tétrade seconde.

Conclusions sur les Primulacées. — Les données que nous possédons maintenant sur le mode de développement de l'embryon chez les Primulacées indiquent que cette famille est très homogène et se rattache à l'archétype du *Samolus Valerandi*. Quelques variations doivent cependant être signalées :

1^o Chez le *Primula Auricula*, espèce allopolyploïde qui présente souvent des embryons anormaux incapables de se développer complètement, les embryons normaux se rattachent sans aucun doute à la famille embryogénique du *Samolus Valerandi*, mais le dermatogène de la région cotylée apparaît plus tard que chez l'archétype et les initiales du sommet radiculaire se différencient également plus tardivement, lorsque l'étage *m* a déjà deux couches de cellules.

2^o Certains spécimens, chez le *Soldanella alpina*, se classent dans le 11^e groupe embryogénique et non pas dans le 9^e comme les

autres espèces envisagées dans cette famille. Une telle variation dans la disposition des premiers blastomères se rencontre assez fréquemment, comme nous l'avons constaté chez les Ericales *s. str.*, et elle ne semble pas avoir une signification aussi importante que celles qui intéressent leurs destinées : or, dans l'état actuel de nos connaissances, toutes les espèces de Primulacées se rattachent au même mégarchétype III de la deuxième période.

CONCLUSIONS SUR L'EMBRYOGÉNIE DES PRIMULALES

Nous n'avons pu nous procurer aucun document sur le mode de développement de l'embryon chez les Myrsinacées. Ce que nous savons de l'embryogénie des Plumbaginacées différencie très nettement cette famille de celle des Primulacées : en effet, l'*Armeria plantaginea*, comme le *Plumbago europaea*, appartient au mégarchétype V dans la deuxième période de la classification embryogénique ; la différence entre ces deux espèces est due à la catégorie de leur tétrade seconde qui est en C_2 chez l'*Armeria* [101] et en A_2 chez le *Plumbago* [131] ; aussi l'*Armeria* se place-t-il dans le 11^e groupe embryogénique et le *Plumbago*, dans le 9^e. Ce sont bien là les deux groupes auxquels se rattachent les Primulacées ; mais celles-ci appartiennent à un autre mégarchétype, le troisième, et nous avons constaté, à plusieurs reprises déjà, l'importance prédominante du mégarchétype au point de vue systématique, puisque le groupe peut varier parfois d'un individu à l'autre dans une même espèce.

Comme plusieurs systématiciens, nous sommes donc d'avis de séparer complètement des Primulales *sensu stricto*, les Plumbaginacées pour en faire un ordre distinct, celui des Plumbaginales. Cette distinction est justifiée par de nombreuses autres considérations embryologiques, comme la présence chez ces dernières d'un ovule unique et celle d'un nucelle persistant.

Ainsi délimitées, les Primulales sont donc homogènes au point de vue de l'embryogénie et présentent le même mode de développement que les Ericales *sensu stricto*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

De l'ensemble de ce travail, se dégagent, d'une part, certaines considérations générales d'ordre embryologique, d'autre part des données nouvelles sur la parenté des divers groupements végétaux envisagés.

CONSIDÉRATIONS EMBRYOLOGIQUES.

1^o Une première remarque s'impose, concernant la forme du suspenseur : chez les *Ericales s. str.* et les Cléthracées, où le sac embryonnaire est étroit et allongé et l'albumen cellulaire, il n'est pas surprenant de rencontrer un suspenseur filamenteux, souvent très long, conduisant le globule proembryonnaire, depuis l'haustorium micropylaire jusqu'au milieu de l'albumen aux dépens duquel il va poursuivre son développement. Il faut rappeler cependant que c'est en s'allongeant et non pas en se divisant, que l'oospore sort de l'haustorium micropylaire, alors en pleine croissance. Chez les *Diapensia*, où l'albumen est également cellulaire, il n'y a pas d'haustorium et le sac s'élargit davantage ; le suspenseur est formé seulement de quatre cellules superposées issues de *ci*, et il est bien moins important que dans les espèces précédentes. Chez les Primulacées, le sac est de forme globuleuse avec un albumen, longtemps nucléaire, réparti à la périphérie de la cavité dont le centre n'est qu'une immense vacuole : on peut donc s'attendre à trouver un suspenseur très peu développé, n'ayant qu'un rôle de fixation, comme il s'en présente très généralement chez les Angiospermes à ovules semi-anatropes ou anatropes, lorsque le sac est globuleux et l'albumen nucléaire. Or les espèces de Primulacées envisagées ici présentent, toutes, un suspenseur filiforme, assez allongé, qui amène le globule proembryonnaire dans la cavité du sac où nulle cellule d'albumen ne vient le soutenir. Parmi les Angiospermes à albumen nucléaire, un tel suspenseur s'observe, en particulier, lorsque l'ovule est campylotrope et le sac embryonnaire étroit : c'est ainsi que, chez les Centrospermales, l'embryon, très étiré, s'encastre en quelque sorte entre les parois arquées du sac, tapissées par les noyaux de l'albumen. Il faut peut-être voir dans le suspenseur filiforme des Primulacées un caractère ancestral, hérité de parents qui pourraient être voisins des Centrospermales dont les rapprochent également certains caractères morphologiques et embryogéniques.

2° Parmi les Ericales *s. str.* et les Primulales, certaines espèces présentent des modifications individuelles dans la forme de la tétrade (tétrade seconde puisqu'il s'agit d'espèces de la deuxième période). R. SOUÈGES a attiré l'attention sur l'existence de ces *types embryonomiques irréguliers* [117] : « ils comportent des formes « embryonnaires qui se développent selon des règles réelles mais « variables avec les individus considérés ».

Dans les cas présents (*Vaccinium Myrtillus* L., *Empetrum nigrum* L., *Soldanella alpina* L.), ces règles sont celles du type *Samolus* (tabl. I, p. 66 et Pl. XX, fig. 1 à 4) ou du type *Corema* (tabl. II, p. 66 et Pl. XX, fig. 5 à 8) et les irrégularités intéressent la *disposition* des blastomères aux 2^e et 3^e générations cellulaires. Dès la 4^e génération, par contre, se retrouvent les mêmes étages caractéristiques, aux *destinées* semblables et aux *origines* identiques (en remontant à la première génération) ; par la suite, le développement de ces types irréguliers obéit aux mêmes lois que celui du *Samolus*, chef de file de la « famille embryogénique » à laquelle ils sont rattachés. Lorsque de telles variations surviennent entre deux individus d'espèces différentes qui peuvent appartenir au même genre (p. ex. *Vaccinium Myrtillus* et *V. uliginosum*), elles se traduisent, dans le système de classification de R. SOUÈGES, par une différence de « groupe » (9^e ou 11^e) et par suite de « famille embryogénique ». Il nous semble cependant qu'une très réelle parenté doit relier des types embryonomiques qui diffèrent uniquement par la *disposition* des premiers blastomères, alors que *destinées* et *origines* se traduisent par des lois identiques.

3° Une autre variation, observée principalement chez les Epacridacées, permet de définir le mode de développement de l'embryon chez le *Dracophyllum secundum* R.Br. comme se rapportant à un *type secondaire* [116] par rapport à l'archétype du *Samolus Valerandi* ; en effet, cette modification n'intéresse ni le groupe embryogénique, puisque la tétrade est encore en **A₂**, ni le mégarchétype qui est toujours le troisième ; elle a trait à l'apparition de cloisons périclinales dans les quadrants où le dermatogène est ainsi individualisé de très bonne heure. Ce mode de *différenciation précoce* [116] de certains blastomères dès la 4^e génération se présente également chez une Ericacée, le *Bruckenthalia spiculiflora* Rehb. ; il est extrêmement rare chez les plantes supérieures et n'a été signalé jusqu'à présent que chez les Joncacées [96] et [99] et les Typhacées [97] par R. SOUÈGES, chez les Cypéracées par J. L. GUIGNARD [45] et [46].

DISCUSSION SUR LA PARENTÉ DES FAMILLES ÉTUDIÉES,
COMPTE TENU DES AUTRES DONNÉES DE L'EMBRYOLOGIE.

Au cours de cette étude, sont apparus des faits nouveaux, concernant les rapports entre les diverses espèces envisagées : il convient de les confronter avec les autres caractères utilisés par les taxinomistes. Il ne faut pas oublier, en effet, que les données de l'embryogénie, si elles traduisent l'une des manifestations capitales des affinités entre divers groupes végétaux, ne peuvent cependant pas être utilisées, sans discernement, comme un critère absolu et unique : « les bonnes classifications sont des édifices « raisonnés à la construction desquels toutes les observations doivent « concourir » (R. SOUÈGES [104], p. 85). Dans l'introduction de ce travail ont été très brièvement résumés les caractères morphologiques et anatomiques qui ont permis de délimiter les six familles comprises dans l'ordre des Ericales. Nous ferons appel plus spécialement, maintenant, à toutes les données de l'embryologie, pour les comparer avec nos résultats embryogéniques.

1° Des affinités très nettes sont apparues entre certaines des espèces envisagées dans ce travail : ainsi, les représentants des Ericacées, Pyrolacées, Epacridacées et Empétracées se rapportent tous au mégarchétype III dans la deuxième période de la classification embryogénique. Bien que leurs espèces se répartissent entre le 9^e et le 11^e groupe, ces quatre familles présentent donc une indiscutable parenté d'après leur type embryonomique. Les observations les plus récentes sur la structure de l'appareil reproducteur et les différentes données de l'embryologie sont en parfait accord avec ces résultats. Cependant, les caractères embryologiques, indiqués par P. MAHESHWARI [69] comme définissant les Ericales, sont sujets à certaines variations, ainsi que l'a montré B. PALSER ([79] et [81]), variations qui peuvent être utilisées en systématique mais seulement à l'intérieur de chaque famille. Il semble, comme l'écrivait déjà G. SAMUELSSON [90] en 1913, que, outre la structure de l'ovule unitegminé et ténuinucellé, avec une assise-jaquette bordant le sac embryonnaire, les caractères *embryologiques* les plus constants et les plus significatifs des Bicornes (Diapensiacées exclues) soient le type de l'albumen qui est cellulaire avec ses quatre premières cellules alignées et l'existence d'haustoriums micropylaires et chalaziens provenant de l'albumen.

Les travaux récents de E. S. TERYOKHIN [124] sur plusieurs espèces européennes de *Pyrola* ont encore confirmé la présence chez les Pyrolacées d'un albumen de ce type, ainsi que l'allongement du zygote qui sort de l'haustorium micropylaire avant de se diviser : d'accord avec H. F. COPELAND [21], cet auteur ne voit

aucune raison pour exclure les Pyroles de la famille des Ericacées. Nous pensons cependant préférable de conserver aux Pyrolacées (incl. Monotropoïdées) une place à part dans l'ordre des Ericales, car leur embryon est incomplètement développé, ce qui est en rapport avec leur mode particulier de germination.

L'étude minutieuse de la morphologie florale de nombreuses espèces d'Epacridacées par B. R. PATERSON [82] apporte de nouveaux arguments pour maintenir cette famille au voisinage immédiat des Ericacées où elle a toujours été placée et où les recherches embryologiques de G. SAMUELSSON [90] puis de H. F. COTLAND [22] la situent sans hésitation.

Les Empétracées, comme nous l'avons rappelé plus haut, ont connu bien des vicissitudes avant d'être rangées dans les Bicornes par G. SAMUELSSON [90] dont les conclusions furent appuyées par O. HAGERUP [48], [51]. Ses caractères embryologiques éloignent considérablement cette famille de celle des Buxacées au voisinage de laquelle d'anciens auteurs l'avaient placée ; les résultats des recherches embryogéniques font entièrement justice de cette opinion. D'après DANG VAN LIEM, en effet [29] et [30], le mode de développement de l'embryon du *Buxus sempervirens* est très différent de celui de l'embryon du *Corema album* : il appartient à la première période et non pas à la deuxième ; sa tétrade, en B_1 , le rattache au 2^e groupe embryogénique au lieu du 11^e ; enfin, les destinées de ses premiers blastomères le placent dans le deuxième mégarchétype et non pas dans le troisième.

Ainsi, les Empétracées doivent être réunies aux Ericacées, Pyrolacées et Epacridacées, pour l'ensemble de leurs caractères *embryologiques* et *embryogéniques*. Ces quatre familles, qui constituent les Ericales *sensu stricto*, se distinguent très nettement des Cléthracées et des Diapensiacées.

2^o La famille des Cléthracées qui, pour la plupart de ses structures embryologiques (G. SAMUELSSON, [90]), doit être maintenue parmi les Ericales, prend néanmoins, dans cet ordre, une place à part, puisque son type embryonomique est bien différent de celui de toutes les autres familles qui le composent. Le *Clethra* appartient, en effet, à la première période de la classification embryogénique : les Ericales *s. str.* sembleraient donc plus évoluées que lui, puisqu'elles dépendent de la deuxième période, ce qui implique une localisation plus étroite des potentialités constructives dans la région apicale du zygote. En outre, le *Clethra* ne se rattache pas au troisième mégarchétype comme les Ericales *s. str.* mais au quatrième : les liens de parenté ne sont donc pas bien étroits entre les Cléthracées et les autres familles de Bicornes.

Il est très curieux de constater, d'autre part, que ce quatrième mégarchétype compte parmi ses représentants, dans la deuxième période il est vrai, l'*Actinidia chinensis* Planch. (R. SOUÈGES, [110]) qui fut classé dans les Cléthracées par H. HALLIER [53]. Cette classification n'a pas été maintenue mais plusieurs auteurs (S. LECHNER, [66] ; K. SCHNARF, [91]) ont rapproché les Actinidiacées des *Clethra*, en particulier pour les caractères de l'ovule qui est unitegminé et ténuinucellé (VAN TIEGHEM, [125]) avec un albumen cellulaire.

Cependant, l'albumen de l'*Actinidia* (P. CRÉTÉ [24]), n'est pas, comme celui du *Clethra*, du type des Ericales : ses premières cellules se présentent, en effet, en deux dyades superposées et non en une tétrade linéaire. Le rapprochement qui s'impose entre les types embryonomiques de ces deux espèces indique assurément une certaine parenté entre les Cléthracées et les Actinidiacées et sans doute, par leur intermédiaire, entre les Bicornes et les Théacées, malheureusement, nous n'avons actuellement aucune donnée sur le mode de développement de l'embryon dans cette dernière famille et nous ne pouvons donc rien affirmer sur ses affinités profondes.

3° La famille des Diapensiées se rattache au mégarchétype V et au 3^e groupe, dans la première période de la classification embryogénique : son type embryonomique diffère absolument de celui des Ericales *s. str.*, mais aussi de celui des Cléthracées. Le *Diapensia* se distingue également, des unes comme des autres, par la plupart de ses caractères embryologiques : certes, l'ovule est ténuinucellé et unitegminé et l'albumen est cellulaire, mais nulle assise-jaquette ne borde le sac embryonnaire, l'albumen n'est pas du type des Ericales et ne donne pas naissance à des haustoriums micropylaires et chalaziens. Ces différents caractères, ainsi que la présence d'un endothécium très bien développé dans les anthères ont conduit G. SAMUELSSON [90] à séparer les Diapensiées des autres Bicornes, en constituant pour elles le sous-ordre des Diapensiinées ; d'ailleurs, il ne les maintient dans cette alliance que faute de savoir où les classer de façon rationnelle.

Les premiers systématiciens avaient rapporté le genre *Diapensia* aux Polémoniacées, sans doute en raison de leur gynécée trimère. Nous constatons que le *Diapensia lapponica* appartient au même mégarchétype que certaines Hydrophyllacées comme le *Phacelia tanacetifolia* (P. CRÉTÉ [25]) et certaines Polémoniacées telles que le *Polemonium caeruleum* (R. SOUÈGES, [106]) ; mais d'autres espèces de ces deux familles se rattachent à des types embryonomiques différents : le *Gilia tricolor* (R. SOUÈGES, [109]), au mégarchétype II et le *Nemophila insignis* (P. CRÉTÉ, [26]) au

mégarchétype III. Nous ne pouvons rien conclure sur leur parenté avec les Diapensiacees avant de mieux connaître les lois du développement de l'embryon dans ces différentes familles. L. DIELS [31] propose de rapprocher les Diapensiacees de certaines Saxifragacees : cette opinion est incompatible avec les résultats des travaux de A. LEBÈGUE [65] sur l'embryogénie des Rosales ; les Saxifragacees se rapportent en effet pour la plupart au quatrième mégarchétype, rarement au second, et toujours dans le 9^e groupe de la deuxième période : leur type embryonomique ne présente donc aucun point commun avec celui du *Diapensia*. Il semble, d'autre part, que l'opinion de DIELS soit basée sur une observation incomplète. Cet auteur décrit en effet, comme « probablement bitegminé », un ovule mûr de *Schizocodon soldanelloides*, sans avoir pu suivre le développement du tégument dès les premiers stades de la formation de l'ovule. Pourtant, les fig. (8 b et 8c, p. 153) publiées par G. SAMUELSSON [90] montrent très nettement la formation d'un seul tégument, assez massif, il est vrai, chez le *Diapensia lapponica*. Les recherches récentes de B. PALSER [81] sur les quatre genres *Diapensia*, *Galax*, *Shortia* et *Pyridanthera* ne laissent aucun doute sur la nature du tégument qui est unique dans les espèces étudiées. Après une étude approfondie de l'anatomie vasculaire des fleurs et des principaux aspects de l'embryologie des Diapensiacees, cet auteur conclut que cette famille n'appartient pas aux Ericales et ne leur est même pas proche parente. C'est à la même conclusion que nous ont amenée nos recherches embryogéniques. Il nous semble donc logique de placer la famille des Diapensiacees dans un ordre distinct, celui des Diapensiales (cf. A. PULLE [86]).

4° Toutes les Primulacees que nous avons étudiées se rapportent au type embryonomique du *Samolus Valerandi* L. : elles sont ainsi très éloignées des Plombaginacees [101 et 131] qui appartiennent au cinquième mégarchétype et non au troisième ; ces deux familles doivent assurément être rattachées à deux ordres différents, Primulales et Plombaginales, comme le font nombre d'auteurs récents.

5° Dans l'état actuel de nos connaissances, les Primulacees affirment une très nette parenté avec les Ericales *sensu stricto*, d'après le mode de développement de leurs embryons. Elles diffèrent cependant de ces dernières à de nombreux points de vue, en particulier, par plusieurs caractères embryologiques importants : ainsi, leur ovule est bitegminé, leur albumen est nucléaire, elles ne présentent pas d'haustoriums... Il faut donc écarter l'idée d'une filiation directe ou même d'une parenté très récente entre Primulales et Ericales.

Ce type embryonomique commun peut correspondre à un caractère ancestral qui se serait maintenu dans deux séries évolutives divergentes issues d'une même souche. Cependant, ce mode de développement de l'embryon, suivant les lois du mégarchétype III dans la deuxième période, représente un type manifestement déjà assez évolué : il peut être le témoin d'un stade apparu au cours de l'évolution dans deux phylums parallèles dont les Primulales d'une part, les Ericales de l'autre, seraient l'aboutissement. Des termes moins évolués de ces séries pourraient se trouver, comme l'ont proposé divers auteurs, au voisinage respectivement des Centrospermales et des Théales. Nous savons, en effet, qu'une Portulacacée, le *Portulaca oleracea* (R. SOUÈGES [105]), se rattache indiscutablement au type du *Samolus* ; mais cette famille n'est pas homogène et les divers représentants de l'ordre des Centrospermales qui ont été étudiés ne répondent pas tous à ce même type. Quant aux Théales, nous ne savons rien encore du mode de développement de leurs embryons. Nos connaissances embryonomiques sont encore trop fragmentaires pour permettre de résoudre le problème des origines phylogénétiques des Ericales et de bien comprendre toute la signification de leur communauté de type embryonomique avec les Primulales.

BIBLIOGRAPHIE

1. ARTOPÆUS (A.). — Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklung der Samen der Erikaceen. *Flora*, **92**, p. 309-345, 1903.
2. BAILLON (H.). — Remarques sur les Galacées. *Bull. Soc. linn. Paris*, **933**, 1891.
3. BAILLON (H.). — Histoire des Plantes. T. XI, Paris, 1892.
4. BENSON (L.). — Plant classification. Boston, 1957.
5. BENTHAM (G.) et HOOKER (J.-D.). — Genera plantarum. Londres, 1862-1883.
6. BROUGH (P.). — Studies in the *Epacridaceæ*. I, The life-history of *Styphelia longifolia* R. Br. (*Proc. linn. Soc. New South Wales*, **49**, p. 162-178, 1924.
7. BROWN (R.). — *Prodromus Floræ Novæ Hollandiæ et Insulæ Van Diemen*. Londres, 1810.
8. BULARD (C.) et GAUSSEN (H.). — Ericacées et Empétracées. *Trav. lab. forest.*, Toulouse, t. I, vol. IV, art. 31, 1949.
9. CHADEFAUD (M.) et EMBERGER (L.). — Traité de Botanique, T. II. Les Végétaux vasculaires par L. Emberger. Paris, 1960.
10. CHIARUGI (A.). — La *Primula Palinuri* Petagna, il celebre endemismo della costa tirrenica della Lucania. *Nuov. Giorn. bot. Ital.*, **59**, p. 465-66, 1952.
11. CHOU (Y.-L.). — Floral morphology of three species of *Gaultheria*. *Bot. Gaz.*, **114**, p. 198-221, 1952.
12. CHRISTOPH (H.). — Untersuchungen über die mykotrophen Verhältnisse der « Ericales » und die Keimung von Pirolaceen. *Beihefte zum bot. Zentralblatt*, **38**, 1921.
13. COPELAND (H. F.). — The development of seeds in certain Ericales. *Amer. Journ. Bot.*, **20**, p. 513-517, 1933.
14. COPELAND (H.F.). — The structure of the flower of *Newberrya Madroño*, **2**, p. 137-142, 1934.
15. COPELAND (H.F.). — On the genus *Pityopus*. *Madroño*, **3**, p. 154-168, 1935.
16. COPELAND (H.F.). — The reproductive structure of *Pleurocospora Madroño*, **4**, p. 1-16, 1937.
17. COPELAND (H.F.). — The structure of *Allotropa Madroño*, **4**, p. 137-138, 1938.
18. COPELAND (H.F.). — The structure of *Monotropopsis* and the classification of the *Monotropoideæ*. *Madroño*, **5**, p. 105-109, 1939.
19. COPELAND (H.F.). — Further studies on the *Monotropoideæ*. *Madroño*, **6**, p. 97-119, 1941.
20. COPELAND (H.F.). — A study, anatomical and taxonomic, of the genera *Rhododendroideæ*. *Amer.Midl.Natur.*, **30**, p. 533-625, 1944.

21. COPELAND (H.F.). — Observations on the structure and classification of the *Pyroleæ*. *Madroño*, **9**, p. 65-102, 1947.
22. COPELAND (H.F.). — Observations on certain *Epacridaceæ*. *Amer. Journ. Bot.*, **41**, p. 215-222, 1954.
23. CREECH (J.L.). — An embryological study in the *Rhododendron* subgenus *Anthodendron* Endl. *Bot. Gaz.*, **116**, p. 234-243, 1955.
24. CRÉTÉ (P.). — Recherches anatomiques sur la séminogénèse de *Actinidia chinensis* Planch. — Affinités des Actinidiacées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **91**, n° 7, 8, p. 153-160, 1944.
25. CRÉTÉ (P.). — Embryogénie des Hydrophyllacées. Développement de l'embryon chez le *Phacelia tanacetifolia* Benth. *C.R. Acad. Sc. France*, **223**, p. 459-460, 1946.
26. CRÉTÉ (P.). — Embryogénie des Hydrophyllacées. Développement de l'embryon chez le *Nemophila insignis* Benth. *C.R. Acad. Sc. France*, **224**, p. 749-751, 1947.
27. CRÉTÉ (P.). — Répartition et intérêt phylogénétique des albumens à formations haustoriales chez les Angiospermes et plus particulièrement chez les Gamopétales. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 11^e série, **12**, p. 131-191, 1951.
28. CRÉTÉ (P.). — Précis de Botanique. T. I, Paris, 1962.
29. DANG VAN LIEM. — Embryogénie des Euphorbiacées. Développement de l'embryon chez le *Buxus sempervirens* L. *C. R. Acad. Sc. France*, **249**, p. 2378-2380, 1959.
30. DANG VAN LIEM. — Recherches sur l'embryogénie des Tricoques. Thèse D^r Pharmacie, Paris, 1962.
31. DIELS (L.). — Diapensiaceen Studien. *Bot. Jahrb.*, **50**, 11, 1914.
32. DON (D.). — On the affinities of the Empetreae, a natural Group of Plants. *Edinburgh New Phil. Journ.*, 1827.
33. DOUGLAS (G.). — The inferior ovary. *Bot. Rev.*, 1944.
34. DRUDE (O.). — Clethraceæ, Pirolaceæ, Ericaceæ, Epacridaceæ, Diapensiaceæ. *Die natürl. Pflanzenfamilien*, IV Teil, 1 Abt., Leipzig, 1891.
35. EICHLER (A.W.). — Blüthendiagramme. Leipzig, 1875.
36. ENDLICHER (S.). — Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vienne, 1836-1840.
37. ENGLER (A.) et PRANTL (K.). — Die natürlichen Pflanzenfamilien Leipzig, 1891.
38. ÉTIENNE (R.). — Etude anatomique de la famille des Epacridacées. Thèse D^r univ. Pharmacie, Toulouse, 1919.
39. FORSTER (J.R.) and FORSTER (G.). — Characteres generum plantarum quas in itinere ad insulas Maris Australis collegerunt, descripserunt, delinearunt annis 1772-1775. Londres, 1776.
40. FRANKE (H.L.). — Beiträge zur Kenntnis der Mykorrhiza von *Monotropa Hypopitys* L. — Analyse und Synthese der Symbiose. *Flora*, **129**, p. 1-52, 1934.
41. GILG (E.) et WERDERMANN (E.). — Actinidiaceæ. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. 2ten Aufl., Bd. 21, Berlin, 1960.
42. GRAY (A.). — Reconstruction of the order Diapensiaceæ. *Proc. Amer. Acad. Arts and Sc.*, **8**, 1873.
43. GRAY (A.). — Note sur le *Shortia galacifolia* et révision des Diapensiacées. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e série, **7**, 1878.

44. GRAY (A.). — Flore synoptique de l'Amérique du Nord.
45. GUIGNARD (J.-L.). — Cypéracées. Développement de l'embryon chez le *Cyperus vegetus* Willd. *C.R.Acad. Sc. France*, **252**, p. 2125-7, 1961.
46. GUIGNARD (J.-L.). — Recherches sur l'embryogénie des Graminées ; rapports des Graminées avec les autres Monocotylédones. *Ann. Sc. nat., Bot.*, 12^e série, **2**, p. 491-610, 1961.
47. HAECKEL (E.). — Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. *Jenaische Zeitsch für Naturwiss*, **9**, p. 402, 1875.
48. HAGERUP (O.). — Om *Empetrum nigrum* L. *Bot. Tidskr.*, **37**, p. 253-304, 1922.
49. HAGERUP (O.). — *Empetrum hermaphroditum* (Lange) Hagerup, a new tetraploid, bisexual species. *Dansk. bot. Ark.* **5** (2), p. 1-17, 1927.
50. HAGERUP (O.). — Morphological and cytological studies of *Bicornes*. *Dansk. bot. Ark.*, **6** (1), p. 1-26, 1928.
51. HAGERUP (O.). — Studies on the Empetraceæ. *Det. Kgl. Danske Videnskabernes selskab. Biolog. Meddelelser*, **20** (5), p. 1-19, 1946.
52. HAGERUP (O.). — The morphology and systematics of the leaves in Ericales. *Phytomorphology*, **3** (4), p. 459-464, 1953.
53. HALLIER (H.). — L'origine et le système phylétique des Angiospermes exposés à l'aide de leur arbre généalogique (*Extr.* *Arch. Néerl. Sc. Exact. et nat.*, **3**, 1, 1912.
54. HANSTEIN (J.). — Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen. *Hansteins bot. Abh.*, **1**, Bonn, 1870.
55. HENDERSON (M.). — A comparative study of the structure and saprophytism of the Pyrolaceæ and Monotropaceæ, with reference to their derivation from the Ericaceæ. *Contr. from the Bot. Lab. of the Univ. of Pennsylvania*, **5**, 1920.
56. HOFMEISTER (W.). — Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Leipzig, 1849.
57. HOFMEISTER (W.). — Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. I. Dikotyledonen mit ursprünglich einzelligem, nur durch Zellentheilung wachsendem Endosperm. *Abhandl. Kön. sächs. Gesell. Wiss.* **6**, p. 535-672, Leipzig, 1859.
58. HUTCHINSON (J.). — The families of flowering plants. I. Dicotyledons. Oxford, 1959.
59. Index to plant chromosome numbers. *Univ. of North Carolina Press*, 1958-60.
60. JOHANSEN (D.A.). — Plant embryology. Waltham, Mass., 1950.
61. JUSSIEU (A. L. de). — Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Paris, 1789.
62. KAVALJIAN (L.G.). — The floral morphology of *Clethra alnifolia* with some notes on *C. acuminata* and *C. arborea*. *Bot. Gaz*, **113**, p. 392-413, 1952.
63. KLOTZSCH (J.F.). — Studien über die natürliche Klasse *Bicornes Linnaea*, **24**, p. 1-88, 1851.
64. KOCH (L.). — Die Entwicklung des Samens von *Monotropa Hypopitys*. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **13**, p. 202-252, 1882.

65. LEBÈGUE (A.). — Recherches embryogéniques sur quelques Dicotylédones dialypétales. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 11^e série, **13**, p. 1-160, 1952.
66. LECHNER (S.). — Anatomischen Untersuchungen über die Gattungen *Actinidia*, *Saurauia*, *Clethra* und *Clematoclethra*, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Stellung im System. *Beih. bot. Zentralbl.*, **32**, p. 431-467, 1914.
67. LIHNELL (D.). — Keimungsversuche mit Pyrolasamen. *Symb. Bot. Upsal.* VI, **3**, 1942.
68. LINDLEY (J.). — The vegetable Kingdom. Londres, 1847.
69. MAHESHWARI (P.). — An introduction to the embryology of Angiosperms. 1950.
70. METCALFE (C.R.) and CHALK (L.). — Anatomy of the Dicotyledons. t. II, Oxford, 1950.
71. MÜLLER (K.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Pflanzenembryo. *Bot. Zeit.*, **5**, p. 737-742, 753-761, 769-778, 1847.
72. MÜLLER (F.). — Für Darwin. Trad. F. Debray. *Bull. scientifique du dép. du Nord*. 2^e série. 1882.
73. MUELLER (F. von). — Fragmenta Phytographiæ Australiæ. T. 6, Melbourne, 1868.
74. PALSER (B. F.). — Studies of floral morphology in the Ericales. I. Organography and vascular anatomy in the Andromedeæ. *Bot. Gaz.*, **112**, p. 447-485, 1951.
75. PALSER (B. F.). — Early endosperm development and embryogeny in *Cassiope hypnoides*. *Trans. Ill. Acad. Sc.*, **44**, p. 51-57, 1951.
76. PALSER (B. F.). — Studies of floral morphology in the Ericales. II. Megasporogenesis and megagametophyte development in the Andromedeæ. *Bot. Gaz.* **114**, p. 33-52, 1952.
77. PALSER (B. F.). — Studies of floral morphology in the Ericales III. Organography and vascular anatomy in several species of the Arbuteæ. *Phytomorphology*, **4**, p. 335-354, 1954.
78. PALSER (B. F.). — Studies of floral morphology in the Ericales. IV. Observations on three members of the Gaultheriæ. *Trans. Ill. Acad. Sc.*, **51**, p. 24-34, 1958.
79. PALSER (B. F.). — Some aspects of embryology in the Ericales. *Proc. 9th Internat. Bot. Cong. Montreal*, 1959.
80. PALSER (B. F.). — Studies of floral morphology in the Ericales. V. Organography and vascular anatomy in several United States species of the Vacciniaceæ. *Bot. Gaz.*, **123** (2), p. 79-111, 1961.
81. PALSER (B. F.). — Some aspects of embryology in the Ericales. *Recent Advances in Botany*, t. I, p. 685-689, Univ. of Toronto press, Toronto, 1961.
82. PATERSON (B. R.). — Studies of floral morphology in the Epacridaceæ. *Bot. Gaz.*, **122**, p. 259-279, 1961.
83. PAX (F.). — Empetraceæ. *Die natürl. Pflanzenfamilien*. III Teil, 5 Abt., Leipzig, 1896.
84. PELTRISOT (C. N.). — Développement et structure de la graine chez quelques Ericacées. (Note préliminaire). *Journ. Bot.*, **18**, p. 234-242, 1904.

85. PELTRISOT (C. N.). — Développement et structure de la graine chez les Ericacées. Thèse Dr es Sc. *Journ. Bot.*, **18**, p. 309-367 et 386-402, 1904.
86. PULLE (A. A.). — The classification of the Spermatophytes. *Chron. bot.*, **4** (2), p. 109, 1938.
87. RAJU (M. V. S.). — Embryology of *Anagallis pumila* Swartz. *Proc. Ind. Acad. Sc.*, sect. B, **36**, p. 34-42, 1952.
88. RECORD (S. J.). — Woods of the Ericales, with particular reference to *Schizocardia*. *Trop. Woods*, **32**, p. 11-14, 1932.
89. SAFIJOWSKA (L. D.). — Male gametophyte in *Enkianthus*. *Bot. Gaz.*, **121**, p. 190-195, 1960.
90. SAMUELSSON (G.). — Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüte einiger Bicornes-Typen. *Svensk. Bot. Tidskr.*, **7** (2), p. 97-188, 1913.
91. SCHNARF (K.). — Bemerkungen zur Stellung der Gattung *Saurauia* im System. *Sitzb. Kais. Akad. Wiss. Wien, Math-Nat. Kl.*, **133** p. 17, 1924.
92. SCHNARF (K.). — Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931.
93. SKOTTSBERG (C.). — Notes on the relations between the floras of subantarctic America and New Zealand. *Plant World.*, **18**, p. 129-142, 1915.
94. SMITH-WHITE (S.). — Chromosome numbers and pollen types in the Epacridaceæ. *Australian Journ. Bot.*, **3**, p. 48-67, 1955.
95. SOLMS-LAUBACH (H. Graf zu). — Ueber den Bau der Samen in den Familien der Rafflesiaceæ und Hydnoraceæ. *Bot. Zeit.*, **32** (N° 23). 1874. (En note, p. 358).
96. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Joncacées. Développement de l'embryon chez le *Luzula Forsteri* DC. *C.R. Acad. Sc. France*, **177**, p. 705-8, 1923.
97. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Typhacées. Développement de l'embryon chez le *Sparganium simplex* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **179**, p. 198-200, 1924.
98. SOUÈGES (R.). — Les méthodes de travail en embryologie végétale. *Bull. Soc. fr. Microscopie*, **1**, p. 88-104, 1932.
99. SOUÈGES (R.). — Recherches sur l'embryogénie des Joncacées. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **80**, p. 51-69, 1933.
100. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Primulacées. Développement de l'embryon chez le *Samolus Valerandi* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **204**, p. 145-146, 1937.
101. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Plombagacées. Développement de l'embryon chez l'*Armeria plantaginea* Willd. *C.R. Acad. Sc. France*, **204**, p. 1583-5, 1937.
102. SOUÈGES (R.). — Titres et Travaux scientifiques. 2^e notice, 1937.
103. SOUÈGES (R.). — Les Lois du développement. Hermann, Paris, 1937.
104. SOUÈGES (R.). — Embryogénie et Classification. 1^{er} fasc. : L'espèce et les classifications actuelles. Hermann. Paris, 1938.
105. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Portulacacées. Développement de l'embryon chez le *Portulaca oleracea* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **206**, p. 768-70, 1938.

106. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Polémoniacées. Développement de l'embryon chez le *Polemonium caeruleum* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **208**, p. 1338-40, 1939.
107. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Ericacées. Développement de l'embryon chez le *Pyrola rotundifolia* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **209**, p. 635-637, 1939.
108. SOUÈGES (R.). — Embryogénie et Classification. 2^e fasc. : Essai d'un système embryogénique (partie générale). Hermann, Paris, 1939.
109. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Polémoniacées. Développement de l'embryon chez le *Gilia tricolor* Benth. *C.R. Acad. Sc. France*, **215**, p. 543-45, 1942.
110. SOUÈGES (R.). — Embryogénie des Actinidiacées. Développement de l'embryon chez l'*Actinidia chinensis* Planch. *C.R. Acad. Sc. France*, **217**, p. 430-32, 1943.
111. SOUÈGES (R.). — Le principe de la correspondance des formes. *C.R. Acad. Sc. France*, **224**, p. 312-314, 1947.
112. SOUÈGES (R.). — Embryogénie et Classification. 3^e fasc. : Essai d'un système embryogénique (partie spéciale : première période du système). Hermann, Paris, 1948.
113. SOUÈGES (R.). — Embryogénie et Classification. 4^e fasc. : Essai d'un système embryogénique (partie spéciale : deuxième période du système). Hermann, Paris, 1951.
114. SOUÈGES (R.). — A propos des rapports embryogéniques du *Peganum harmala* L. (p. 246 et 247). *Ann. Sc. nat. Bot.*, 11^e série, **14** (15), p. 225-251, 1953.
115. SOUÈGES (R.). — La cinématique de la vie. Flammarion, Paris, 1954.
116. SOUÈGES (R.). — Embryologie végétale. Proarchétypes, Archétypes et Sous-archétypes en embryogénie. III : Les Sous-archétypes. *C.R. Acad. Sc. France*, **252**, p. 2481-86, 1961.
117. SOUÈGES (R.). — Les types embryonomiques irréguliers en embryogénie : exemples chez les Dicotylédones. *C.R. Acad. Sc. France*, **252**, p. 3167-3172, 1961.
118. SOUÈGES (R.). — Embryologie végétale. Embryogénie et Classification. Notions préliminaires fondamentales. Concepts nouveaux apportés par l'embryogénie. *C.R. Acad. Sc. France*, **252**, p. 3906-3911, 1961.
119. SOUÈGES (R.). — Embryologie végétale. Embryogénie et Classification. Mode d'expression du système embryogénique périodique. Séries divergentes. *C.R. Acad. Sc. France*, **253**, p. 1149-54, 1961.
120. SOUÈGES (R.) et CRÉTÉ (P.). — Les acquisitions les plus récentes de l'embryogénie des Angiospermes (1947-1951). *Ann. Biol.*, **28**, (1-2), p. 9-45, 1952.
121. STEVENS (N.E.). — Dioecism in the trailing arbutus, with notes on the morphology of the seed. *Bull. Torr. bot. Club*, **38**, p. 531-543, 1911.
122. STRASBÜRGER (E.). — Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jena, 1878.
123. STRASBÜRGER (E.). — Einige Bemerkungen zur Frage der « doppelten Befruchtung » bei den Angiospermen. *Bot. Zeit.*, **58**, Abt. 2, p. 293-316, 1900.

124. TERYOKHIN (E. S.). — The development of the endosperm and the character of the zygote growth in the European species of *Pyrola* L. *Journ. Soc. Bot. U.R.S.S.*, **47** (2), p. 254-258, 1962.
125. VAN TIEGHEM (Ph.). — Sur les genres *Actinidie* et *Sauravie* considérés comme types d'une famille nouvelle, les *Actinidiacées*. *Journ. de Bot.*, **13**, p. 170, 1899.
126. VAN TIEGHEM (Ph.) et COSTANTIN (J.). — *Eléments de Botanique*. Paris, 1918.
127. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie végétale. *Ericacées*. Développement de l'embryon chez le *Rhododendron ferrugineum* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **244**, p. 1952-54, 1957.
128. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie végétale. *Primulacées*. Développement de l'embryon chez le *Primula Auricula* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **245**, p. 2363-5, 1957.
129. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — La polyembryonie chez le *Primula Auricula* L. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **104** (7-8), p. 473-475, 1957.
130. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie végétale. *Ericacées*. Développement de l'embryon chez le *Vaccinium Myrtillus* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **246**, p. 824-6, 1958.
131. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie des *Plumbagacées*. Développement de l'embryon chez le *Plumbago europæa* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **247**, p. 2178-81, 1958.
132. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Développement de l'albumen chez le *Rhododendron ferrugineum* L. *Bull. Soc. bot. France*, **106** (1-2), p. 17-20, 1959.
133. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie des *Ericacées*. Développement de l'embryon chez le *Gaultheria Shallon* Pursh. *C.R. Acad. Sc. France*, **248**, p. 720-22, 1959.
134. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie des *Empétracées*. Développement du proembryon chez le *Corema album* L. Don. *C.R. Acad. Sc. France*, **249**, p. 857-9, 1959.
135. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie des *Styracacées*. Développement de l'embryon chez le *Styrax officinalis* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **250**, p. 905-7, 1960.
136. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie des *Ericacées*. Développement de l'embryon chez l'*Erica Tetralix* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **250**, p. 1711-14, 1960.
137. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie des *Ericacées*. Développement de l'embryon chez le *Ledum palustre* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **251**, p. 777-9, 1960.
138. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie des *Cléthracées*. Développement de l'embryon chez le *Clethra alnifolia* L. *C.R. Acad. Sc. France*, **251**, p. 2572-4, 1960.
139. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie des *Ericacées*. Développement de l'embryon chez le *Calluna vulgaris* Salisb. *C.R. Acad. Sc. France*, **252**, p. 1192-4, 1961.
140. VEILLET-BARTOSZEWSKA (M.). — Embryogénie des *Epacridacées*. Développement de l'embryon chez le *Dracophyllum secundum* R.Br. *C.R. Acad. Sc. France*, **253**, p. 1000-1002, 1961.

141. VELENOVSKY (J.). — Über die Keimpflanzen der Pirolaceen. *Bull. int. Sc. math. et nat. Acad. Sc. Prague.*, **10**, (2), p. 6-12, 1905.
142. VESQUE (J.). — Développement du sac embryonnaire des Angiospermes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e série, **6**, p. 237-285, 1878.
Nouvelles recherches sur le développement du sac embryonnaire des Phanérogames Angiospermes. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 6^e série, **8**, p. 261-390, 1879.
143. WERNHAM (H. F.). — Floral evolution, with particular reference to the Sympetalous Dicotyledons. *The New Phyt.* **11**, p. 300 et p. 379, 1912.
144. WETTSTEIN (R. von). — Handbuch der systematischen Botanik. 2^e édit. Leipzig et Vienne, 1911.
145. WETTSTEIN (R. von). — Handbuch der systematischen Botanik. 4^e édit. Leipzig et Vienne, 1933.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	7
INTRODUCTION	9
I. CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES FAMILLES ACTUELLEMENT GROUPÉES DANS L'ORDRE DES ERICALES :	
1 ^o LES ÉRICACÉES	9
2 ^o LES PYROLACÉES	11
3 ^o LES CLÉTHRACÉES	12
4 ^o LES ÉPACRIDACÉES	13
5 ^o LES EMPÉTRACÉES	14
6 ^o LES DIAPENSIACÉES	15
II. L'ORDRE DES ERICALES A LA LUMIÈRE DES TECHNIQUES MODERNES D'INVESTIGATION :	
1 ^o DONNÉES ANATOMIQUES	17
2 ^o DONNÉES CARYOLOGIQUES	18
3 ^o DONNÉES EMBRYOLOGIQUES	18
4 ^o DONNÉES EMBRYOGÉNIQUES	21
III. LA CLASSIFICATION EMBRYOGÉNIQUE	22
IV. TABLEAU DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES POUR LES FIGURES	27
V. MATÉRIEL ET MÉTHODES	27
EMBRYOGÉNIE DES ERICALES	
I. PYROLACÉES :	
A. PYROLOÏDÉES	29
— Embryogénie du <i>Pyrola rotundifolia</i> L. (d'après R. SOUÈGES)	29
B. MONOTROPOÏDÉES	30
— Embryogénie du <i>Monotropa Hypopitys</i> L.	30
CONCLUSIONS SUR LES PYROLACÉES	33
II. ERICACÉES	33
A. RHODODENDROÏDÉES	34
1 ^o Rhododendrées : Embryogénie du <i>Rhododendron ferru- gineum</i> L.	34
2 ^o Lédées : Embryogénie du <i>Ledum palustre</i> L.	36
3 ^o Phyllodocées : Embryogénie du <i>Loiseleuria procumbens</i> (L.) Desv.	38
Conclusions sur les Rhododendroïdées.	39
B. ARBUTOÏDÉES :	
1 ^o Gaulthériées : Embryogénie du <i>Gaultheria Shallon</i> Pursh.	39
Embryogénie du <i>Gaultheria ovalifolia</i> A. Gray (d'après CHOU)	40
2 ^o Andromédées : Embryogénie de l' <i>Andromeda polifolia</i> L. Embryogénie du <i>Cassiope hypnoides</i> (L.) D. Don (d'après PALSER)	41
3 ^o Arbutées : Embryogénie de l' <i>Arctostaphylos Uva-ursi</i> L.. Conclusions sur les Arbutoidées.	42
	44

C. VACCINOÏDÉES :	44
1° Vacciniées : Embryogénie du <i>Vaccinium Myrtillus</i> L.	44
Embryogénie du <i>Vaccinium uliginosum</i> L.	47
Conclusions sur les Vaccinoïdées	47
D. ERICOIDÉES	47
1° Ericées : Embryogénie de l' <i>Erica Tetralix</i> L.	47
Embryogénie du <i>Calluna vulgaris</i> Salisb.	49
Embryogénie du <i>Bruckenthalia spiculiflora</i> Rehb.	50
Conclusions sur les Ericoidées	51
CONCLUSIONS SUR LES ERICACÉES	52
III. CLÉTHRACÉES	52
Embryogénie du <i>Clethra alnifolia</i> L.	52
COMPARAISON AVEC LES ERICACÉES	54
IV. EMPÉTRACÉES	54
Embryogénie du <i>Corema album</i> (L.) Don.	54
Embryogénie de l' <i>Empetrum nigrum</i> L.	56
COMPARAISON AVEC LES ERICACÉES	58
V. EPACRIDACÉES	59
1° EPACRIDÉES : Embryogénie du <i>Dracophyllum secundum</i> R. Br.	59
Embryogénie de l' <i>Epacris obtusifolia</i> Sm.	61
2° STYPHÉLIÉES : Embryogénie du <i>Styphelia longifolia</i> R. Br.	62
(d'après BROUGH)	62
CONCLUSIONS SUR LES EPACRIDACÉES	63
VI. DIAPENSIACÉES	63
Embryogénie du <i>Diapensia lapponica</i> L.	63
COMPARAISON AVEC LES ERICACÉES	65
CONCLUSIONS SUR L'EMBRYOGÉNIE DES ERICALES	65
EMBRYOGÉNIE DES PRIMULEALES	
PRIMULACÉES :	
Embryogénie du <i>Samolus Valerandi</i> L. (d'après R. SOUÈGES)	73
Embryogénie de l' <i>Anagallis pumila</i> Swartz (d'après M. V. S. RAJU).	74
Embryogénie du <i>Primula Auricula</i> L.	74
Embryogénie du <i>Primula officinalis</i> (L.) Hill.	76
Embryogénie du <i>Soldanella alpina</i> L.	77
Embryogénie de l' <i>Androsace pubescens</i> DC.	78
Embryogénie du <i>Gregoria Vitaliana</i> (L.) Duby.	78
Conclusions sur les Primulacées	79
CONCLUSIONS SUR L'EMBRYOGÉNIE DES PRIMULEALES	80
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	
CONSIDÉRATIONS EMBRYOLOGIQUES	81
DISCUSSION SUR LA PARENTÉ DES FAMILLES ÉTUDIÉES, COMPTE TENU	
DES AUTRES DONNÉES DE L'EMBRYOLOGIE.	83
BIBLIOGRAPHIE	89

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

L'étamine et le pollen chez les Ericales.

Vu et approuvé :

Paris, le 15 janvier 1963,

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE

